

捕食性カメムシ2種における波長選好性と害虫管理への応用

著者	荻野 拓海
発行年	2020
学位授与大学	筑波大学 (University of Tsukuba)
学位授与年度	2019
報告番号	12102甲第9473号
URL	http://doi.org/10.15068/00160463

捕食性カメムシ2種における波長選好性と
害虫管理への応用

2020 年 1 月

荻野 拓海

捕食性カメムシ2種における波長選好性と
害虫管理への応用

筑波大学大学院
生命環境科学研究科
生物圏資源科学専攻
博士（農学）学位論文

荻野拓海

目次

第 1 章	緒言	1
第 2 章	波長選好性	5
	材料および方法	
	供試虫.....	6
	波長選択性実験.....	7
	統計解析.....	8
	結果	
	ナミヒメハナカメムシ.....	10
	タバコカスミカメ.....	11
	考察.....	18
第 3 章	活動リズム	21
	材料および方法	
	供試虫.....	22
	活動リズム測定.....	22
	測定条件.....	23
	統計解析.....	23
	結果	
	屋内試験.....	26
	屋外試験.....	27
	活動量の比較.....	27
	考察.....	35
第 4 章	露地での実証試験	38
	材料および方法	
	供試虫.....	39
	栽培植物.....	39
	LED.....	39

圃場試験	40
第 1 回圃場試験.....	40
第 2 回圃場試験.....	40
第 3 回圃場試験.....	41
昆虫生息密度の測定.....	41
統計解析.....	42
ナミヒメハナカメムシのアザミウマ捕食率.....	42
ナミヒメハナカメムシによるアザミウマDNAの消化時間.....	43
結果	
第 1 回圃場試験.....	48
第 2 回圃場試験.....	49
第 3 回圃場試験.....	50
ナミヒメハナカメムシのアザミウマ捕食率.....	51
ナミヒメハナカメムシによるアザミウマDNAの消化時間.....	52
考察.....	62
第 5 章 施設での実証試験.....	65
材料および方法	
供試虫.....	66
栽培植物.....	66
LED.....	66
試験設計	67
移動分散の測定.....	68
LED の光量測定.....	68
統計解析.....	69
結果	
移動分散.....	72
LED の光量測定.....	72
考察.....	77
第 6 章 総合考察.....	80

Summary (英文摘要).....	88
謝辭.....	90
引用文献.....	92

第 1 章 緒言

1950 年代以降，我が国では，果樹や野菜，稲の病虫害を防除するべく，DDT を始め様々な化学農薬の使用量が急上昇した（大田，2014）．この過度な農薬の散布は，害虫の殺虫成分に対する抵抗性の発生を促した．また，農薬の散布により害虫の捕食者や寄生者などの天敵が著しく減少したことで，害虫の密度が上昇し作物被害が増加する誘導多発生（Resurgence）を引き起こした．このような背景から 2000 年代以降の農業では，化学農薬だけでなく利用可能な全ての防除技術を利用し，経済性を考慮しつつ，適切な手段を総合的に講じる総合的病虫害管理（Integrated Pest Management：IPM）が基盤となっている（Ehler, 2006）．

IPM は，主に化学的防除，耕種的防除，物理的防除，生物的防除の 4 種の防除体系から構築されている．化学的防除は，防虫菊由来の天然殺虫成分であるピレスロイド（木村・石谷，2009）などの化学物質や，昆虫の誘引を促す性フェロモン（Caparros Megido et al., 2013）の使用を主体とした防除法の総称である．耕種的防除では，成育阻害物質を生産し害虫による食害を防ぐ抵抗性品種の利用や（三宅ら，2008），同じ作物種を続けて栽培せずに複数種の農作物を順に栽培する輪作（Rusch et al., 2013）など作物の品種や栽培法を管理する防除法の総称である．物理的防除は，昆虫の好む色で対象を誘引し捕殺する粘着板や（Atakan and Canhilal, 2004），ネットなどを用いて害虫の侵入を防ぐ被覆資材（Ben-Yakir et al., 2012）などの物理的手段を用いた防除法の総称である．生物的防除は，殺虫性タンパク質を生産する細菌 *Bacillus thuringiensis* などを利用する微生物防除剤（González-Cabrera et al., 2011）や，対象害虫の本来の生息地から捕食者や寄生者といった天敵を導入し害虫密度を抑制する古典的（伝統的）生物的防除（古橋，2013）などを用いた防除法の総称である．また，近年では，人工的に不妊化した

害虫を大量放飼し繁殖を阻害する不妊虫放飼や(熊野, 2014), 細菌 *B. thuringiensis* の殺虫性タンパク質合成遺伝子を取り入れた組み換え作物など害虫抵抗性品種の開発も進んでいる (Ferry et al., 2006). これらの防除法を組み合わせることで, 化学農薬の使用量を減らし, 害虫の抵抗性発達や誘導多発生を起こさない農業の実現が可能となる.

本研究は, IPM による害虫防除効果を向上させる技術として, 生物的防除法における天敵利用に焦点を当てた. 生物的防除法にて利用する天敵には, 使用する場所に在来で生息している個体を利用する“土着天敵”と, 別地域から人為的に持ち込み放飼する“導入天敵”の2種類が存在する. 本研究で取り扱うナミヒメハナカメムシ *Orius sauteri* (Poppius) (Hemiptera: Anthocoridae) は, 作物に傷をつけ質の低下を招くアザミウマなどの微小害虫を捕食する体長 2 mm 程の捕食性昆虫である (Nagai and Yano, 2000; Nakata, 1994). 本種は, 日本国内に広く分布していることから (Hinomoto et al., 2009a), 施設栽培だけでなく露地栽培での害虫防除にも効果的な土着天敵として大きく期待されている (永井, 1991; 大野ら, 1995). タバコカスミカメ *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) は, ナミヒメハナカメムシと同様にアザミウマやコナジラミといった微小害虫への捕食能力の高い捕食性昆虫である (Itou et al., 2013; 中石, 2014). 本種は, 西日本を中心に温暖な地方に分布しており, 他の天敵が定着しにくいトマトでの利用が可能であることから, トマト黄化葉巻病の媒介昆虫であるコナジラミ類に対する導入天敵として期待されている (土田ら, 2017). 現在, これらの天敵を効果的に利用する手法として, 餌資源や生息場所を供給することで密度の上昇と維持に役立つ天敵温存植物 (マリーゴールド, ゴマ, バーベナなど) の普及が進んでいる (井村・神川, 2012; Li et al., 2015; 安部, 2016). しかし, ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメは, 天敵温存植物への選好性が強いことから,

栽培作物へ移動しにくいことが問題となっている。この問題を解決する手法として私は、昆虫の光に対する応答反応に着目した。

昆虫の光に対する応答反応には、光源に対し誘引や忌避反応を示す走光性や、光の照射方向から体の角度や向きを調整する方向定位、周囲の明るさに応じて桿体細胞と錐体細胞が切り替わる明順応および暗順応などが存在する。これらの反応は、光の波長や強度、光源の方向、時間帯などにより制御されていることから、光を利用することで、対象とする昆虫の移動や拡散を制御できるとされている (Johansen et al., 2011; Shimoda and Honda, 2013)。走光性においては、昆虫が誘引される光波長を利用し捕殺するトラップや忌避を示す波長光が検討されており (梁瀬ら, 2014; 村田ら, 2017)、方向定位においては、紫外線などの光を反射することで昆虫の方向感覚を混乱させる反射マルチが販売されている (Summers and Stapleton, 2002)。明順応および暗順応では、夜間の光照射により夜行性昆虫の認識を昼夜逆転させ飛翔を抑制する黄色蛍光灯が使われている (平間ら, 2007)。しかし、今現在利用されている光を用いた行動制御技術の多くは、害虫を対象としており、生物的防除資材となる天敵の行動制御に光を用いた試みはほとんど行われていない。

光で天敵の栽培作物への移動を促し害虫防除を行うためには、害虫の“誤”誘引を防ぐ選択性が必要となる。私は、光による誘引に選択性を持たせるために、昆虫の光に対する応答反応の一つである走光性に目を向けた。多くの昆虫は、光に対し誘引される正の走光性という性質を持っている。しかし、昆虫が誘引反応を示す光は、特定の波長域（色）の光に対してのみであり、この性質を波長選好性と言う。波長選好性は、種により異なっていることから、同じ分類群に属する昆虫間であっても、光の波長により誘引反応の強さに差異が見られる (Bishop et al., 2006)。私は、選択性を上げる手法として波長選好性を利用することで、害虫

を引き寄せることなく天敵だけを誘引できないかと考えた。

天敵昆虫における波長選好性は、これまでに寄生蜂ギフアブラバチ *Aphidius gifuensis* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) と *Scleroderma guani* Xiao et Wu (Hymenoptera: Bethyridae) が青色光や緑色光に強く誘引されることなどが報告されているが (Chen et al., 2012; Luo and Chen, 2016), 害虫種と比較して圧倒的に少ない。また、捕食性天敵においては、カタグロミドリカスミカメ *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Hemiptera: Miridae) が青色光や緑色光に、ナナホシテントウ *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae) が紫外光や赤色光に誘引されることが報告されているが (Shao et al., 2013; Jiuxuan et al., 2013), ナミヒメハナカメムシやタバコカスミカメで調べられた例がない。このことから、天敵ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメの行動制御技術の開発には、波長選好性の調査が必要不可欠となる。

本研究では、ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメの誘引・定着技術の開発を目標に、両種の波長選好性と害虫防除への有用性を検討した。以下に本論文の構成を示す。第 2 章では、ナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメの波長選好性を調査し、各天敵の誘引波長を決定した。第 3 章では、ナミヒメハナカメムシの 1 日における活動分布を調査し、光の点灯時間を決定した。第 4 章では、露地圃場にて誘引波長光を用いることで、土着天敵ナミヒメハナカメムシの誘引と害虫の抑制が可能かを検証した。第 5 章では、施設栽培圃場にて誘引波長光を用いることで、導入天敵タバコカスミカメの移動・分散の促進が可能かを検証した。第 6 章では、本研究にて開発した光による天敵誘引技術の害虫管理への有効性を議論した。

第 2 章 波長選好性

一般的に、昆虫の可視光域は、紫外光から赤色光までであり、特に紫外光域の波長に対し感度が高い (Warrant and Nilsson, 2006). そのため、多くの昆虫は、紫外光から赤色光までのいずれかの波長域に誘引される. しかし、誘引される波長域、すなわち波長選好性には、種による多様性が確認されている. 例えば、ショウジョウバエ類 *Drosophila* spp. (Diptera: Drosophilidae) やナガマドキノコバエ *Neoempheria ferruginea* (Brunetti) (Diptera: Mycetophilidae) を始め多くの双翅目は、波長 365 nm 付近またはそれ以下の紫外光に誘引される (園田ら, 2014). 一方で、チョウ目であるコナガ *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) やアワヨトウ *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) は、緑色光 (520 nm 付近) に著しく誘引されることが報告されている (Cho et al., 2012; Kim et al., 2019). また、コクゾウムシ *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) は、青色光 (450 nm 付近) に対し誘引されることが知られている (Jeon et al., 2012). そのため、効率的に昆虫を誘引するためには、対象とする種の波長選好性に合う光波長を選択する必要がある. このことは、害虫管理で既に応用されており、長波長域に対し選好性を持つ害虫を誘殺する黄色粘着板や、短波長域に誘引される害虫を捕殺する青色粘着板が販売・利用されている (ホリバー, Arysta LifeScience Co., Japan). しかし、波長選好性の報告の多くは、害虫となる種を研究対象としたものが占めており、天敵昆虫に関する報告は極めて少ない. そこで、光による天敵誘引・定着技術の開発の第一歩として本章では、外部からノイズとなる光が入らない暗室内にて天敵昆虫ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメに 6 色の発光ダイオード (light emitting diode: LED) を提示し、波長選好性を調査した.

材料および方法

供試虫

本実験にて使用したナミヒメハナカメムシは，2010 年につくば市内で採集した個体を累代飼育した成虫個体を用いた．タバコカスミカメは，2016 年に徳島県で採集した個体を累代飼育し，使用した．両種ともに 25℃，16L：8D 条件下でプラスチック製飼育ケース（タイトボックス No.4 浅型，蝶プラ工業株式会社，Japan）（45 mm×235 mm×170 mm）内で集団飼育した．餌にはスジコナマダラメイガ *Ephestia kuehniella* Zeller（Lepidoptera: Pyralidae）の卵（Ga-Ran®, Agrisect Inc., Japan）を用い，水分補給および産卵基質としてヒメハナカメムシにはメキシコマンネングサ *Sedum mexicanum*，タバコカスミカメにはアロマティカス *Plectranthus amboinicus*（Lamiaceae）を与えた．未交尾成虫を得るために，飼育ケースから 4-5 齢幼虫を採取し，餌とメキシコマンネングサを入れた試験管（直径 10 mm，高さ 75 mm）に 1 匹ずつ入れ個別飼育を行った（Maeda et al., 2016）．飼育個体の羽化後，雌雄判別を行い，羽化 3 日目から 1 週間の個体を未交尾個体として実験に供した．また，交尾個体を得るために，1 本の試験管に羽化 2 日目のナミヒメハナカメムシを雌雄 1 対入れ，3 日間静置した．雌雄に再度分別した個体を，交尾個体として実験に供した．タバコカスミカメは，新たに羽化した雌雄を，プラスチック製飼育ケースに入れ，3 日以上飼育し交尾個体として扱った．

波長選択実験

ナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメの波長選択実験は、特製の 12 角形のアリーナを用いて行った (Figure 2.1). アリーナは、2 枚の透明なアクリル板 (天井板・床板) と黒い半円形のスペーサー (仕切り板) で構成され、天上板と床板の 2 つの板に挟まれた空間に供試虫を放した. また、アリーナ内に放した供試虫の痕跡 (フェロモン等の情報化学物質) を無くするため、床板に濾紙を敷き実験毎に交換した. プラスチックチューブ (CELLSTAR, greiner bio-one, Germany) に交尾未交尾・雌雄別々の成虫を入れ、それを床板中央の穴に連結させ、供試虫が自発的にアリーナ上に登るようにした. 本研究では、光源として発光ダイオード (LED) (LDF 26 series, CCS Inc, Japan) を使用し、昆虫の可視光域全域をカバーする紫外 (最大波長 365 nm), 紫 (同 405 nm), 青 (同 450 nm), 緑 (同 525 nm), 橙 (同 590 nm), 赤 (同 660 nm) 色光を用いた. LED は、アリーナ側面に 1 辺おきに設置した. 光強度は、光学ベンチを用いて光源から 35 cm の位置で、光量子束密度 6×10^{16} photons/m²/s になるように直流電源 (P4K36-0.1, Matsusada Precision Inc., Japan) で制御した.

行動観察は、天敵の活動量が高い時間帯に行い、ナミヒメハナカメムシでは飼育における明期開始時刻から 9~12 時間後に、タバコカスミカメでは 11~12 時間後に暗室内に設置した木製の暗箱内 (0.6 m×0.6 m×1 m) で行った (上原ら, 2014). 各波長選択実験は、1 回につきナミヒメハナカメムシ 10 頭、タバコカスミカメ 8 頭を用いて行った. 暗箱内に設置した赤外線照射器 (波長 840 nm) でアリーナ全体を照らし、赤外線カメラ (Himawari GE60, Library Co., LTD., Japan) で供試虫の歩行行動を録画した. 供試虫の入ったプラスチック管を設置して 1 分後に LED を点灯し、アリーナ上に出た 9 割以上の個体がいずれかの波長を選好

する 7 分間後までの行動を記録した．波長選好の基準として実験終了時に，各 LED から 33 mm までの距離（Fig. 1 の LED 発光面から点線までの範囲）に到達していた個体をその波長を選好したと判断した．

統計解析

統計検定は，統計分析フリーソフト R 3.0.1（R Core Team, 2013）を用いて行った．全実験において，アリーナ上で各波長を選択したカメムシの比率を算出し，比率の平均値を各波長間で比較した．比率は，アークサイン変換した後，一元配置分散分析（one-way ANOVA）で分析し，Tukey's HSD 法にて多重比較を行った．

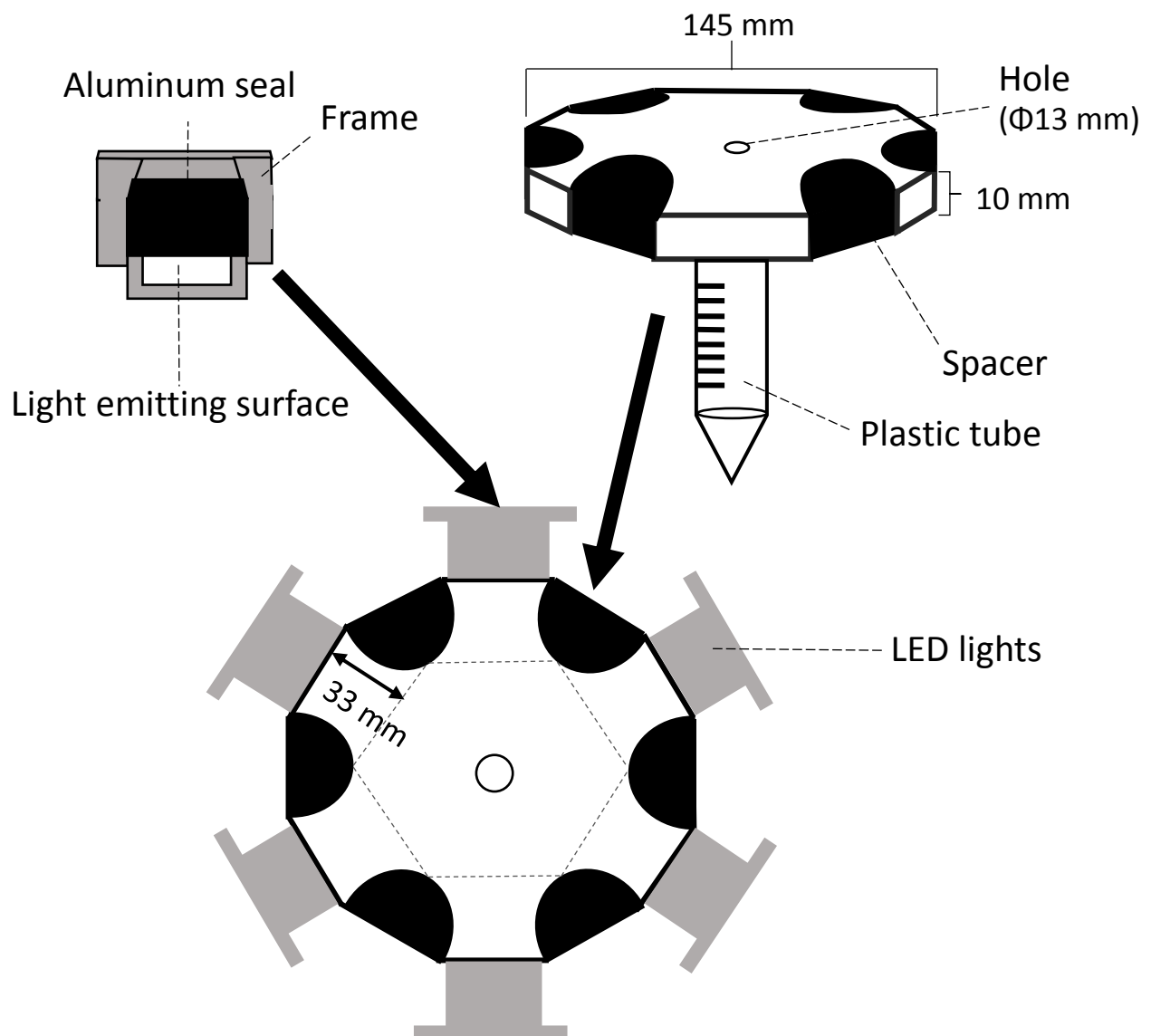


Figure 2.1. Experimental set-up used to investigate color preference.

Colors of LEDs were UV (365 nm), violet (405 nm), blue (450 nm), green (525 nm), orange (590 nm), and red (660 nm). Dotted lines represent the distance from each LED light (33 mm).

結果

ナミヒメハナカメムシ

アリーナ上でのナミヒメハナカメムシの歩行軌跡を Figure 2.2 に示す. 装置中央部の穴からアリーナ上へ上がったナミヒメカメムシは, 光源へすぐに向かうことはせず, 方向転換や円周状の軌跡を描き周囲を確認してから特定の LED 光源を選択した. また, LED の選択後に別の波長光が気にいった場合, そちらへ移動する行動が確認できた (Figure 2.2-C). これらの行動は, 雌雄, 交尾・未交尾問わず全てのナミヒメハナカメムシで確認された.

未交尾雄は, 供試した 120 頭 (10 頭×12 試行) のうち 76 頭がアリーナ内に移動した. アリーナに移動した個体による各波長の LED への選好率は有意に異なり (ANOVA, $F=16.94$, $p<0.05$), 紫色光に対する選好率が最も高かった (46.7 % ; 12 試行の平均) (Figure 2.3-A). 未交尾雌は, 供試した 130 頭のうち 71 頭がアリーナ内に移動し, 13 回の試行による平均選好率は, 紫色光が最も高かった (50.6 % ; 13 試行の平均) (Figure 2.3-B). また, 3 日間の交尾期間を経た雄は, 供試した 70 頭のうち 51 頭がアリーナ内に移動し, 紫色光への選好率が有意に高かった (55.3 % ; 7 試行の平均) (Figure 2.4-A). 一方, 雌は, 供試した 70 頭 (10 頭×7 試行) のうち 44 頭がアリーナ内に移動し, 紫外光に最も強く誘引され (55.7 % ; 7 試行の平均), 紫色光に対する選好率は著しく減少した (Figure 2.4-B). 波長 590 nm の橙色光以上の長波長光には, 交尾・未交尾に関わらず雌雄ともにほとんどの個体が誘引されなかった. 以上の結果からナミヒメハナカメムシは, 波長 405 nm の紫色光を最も好み, 雌は交尾を経ることで選好波長が短波長へシフトすることが明らかになった.

タバコカスミカメ

アリーナに上がったタバコカスミカメは、ナミヒメハナカメムシ同様入口周辺を動き回り、周囲を確認したあとに特定波長の光源を選択した (Figure 2.5-A, B). もしくは、実際にいくつかの LED に訪れたうえで最終的に特定の光源の前に定着するような行動が確認された (Figure 2.5-C, D). 一方で、雌雄、交尾・未交尾問わず全てのタバコカスミカメは、選好する波長を決めたあと、その LED の前に残る傾向が確認された.

未交尾雄は、96 頭中 68 頭がアリーナ内へ移動し、ほとんどの個体が波長 504 nm の紫色光に対し強く誘引された (49.4 % ; 12 試行の平均) (Figure 2.6-A). 一方で、未交尾雌は供試した 80 頭の内 52 頭がアリーナ内へ移動し、紫色光を強く選好した (34.3 % ; 10 試行の平均) (Figure 2.6-B). 同時に、紫外光に対しても強い選好性を示す傾向が確認され (32.4 %), 未交尾雄との波長選好性の違いが観察された. 交尾した雄では、88 頭中 54 頭がアリーナ内へ移動し、紫色光に対する著しく強い選好性が確認された (48.5 % ; 11 試行の平均) (Figure 2.7-A). 一方で、交尾を経験した雌は、紫色光に強い反応を示すものの (40.0 % ; 14 試行の平均) (Figure 2.7-B), 紫外光に対しても他の波長光より強く誘引された (28.8 %). また、ナミヒメハナカメムシと同様に、交尾・未交尾、雌雄いずれの個体も波長 590 nm 以降の長波長光に対しては、反応をほとんど示さず、誘引率は著しく低かった. このことから、本種は、雌雄ともに紫色光に対し強い選好性を示し、交尾・未交尾に関わらず雌のみが紫外光に対しても強い反応を示すことが判明した.

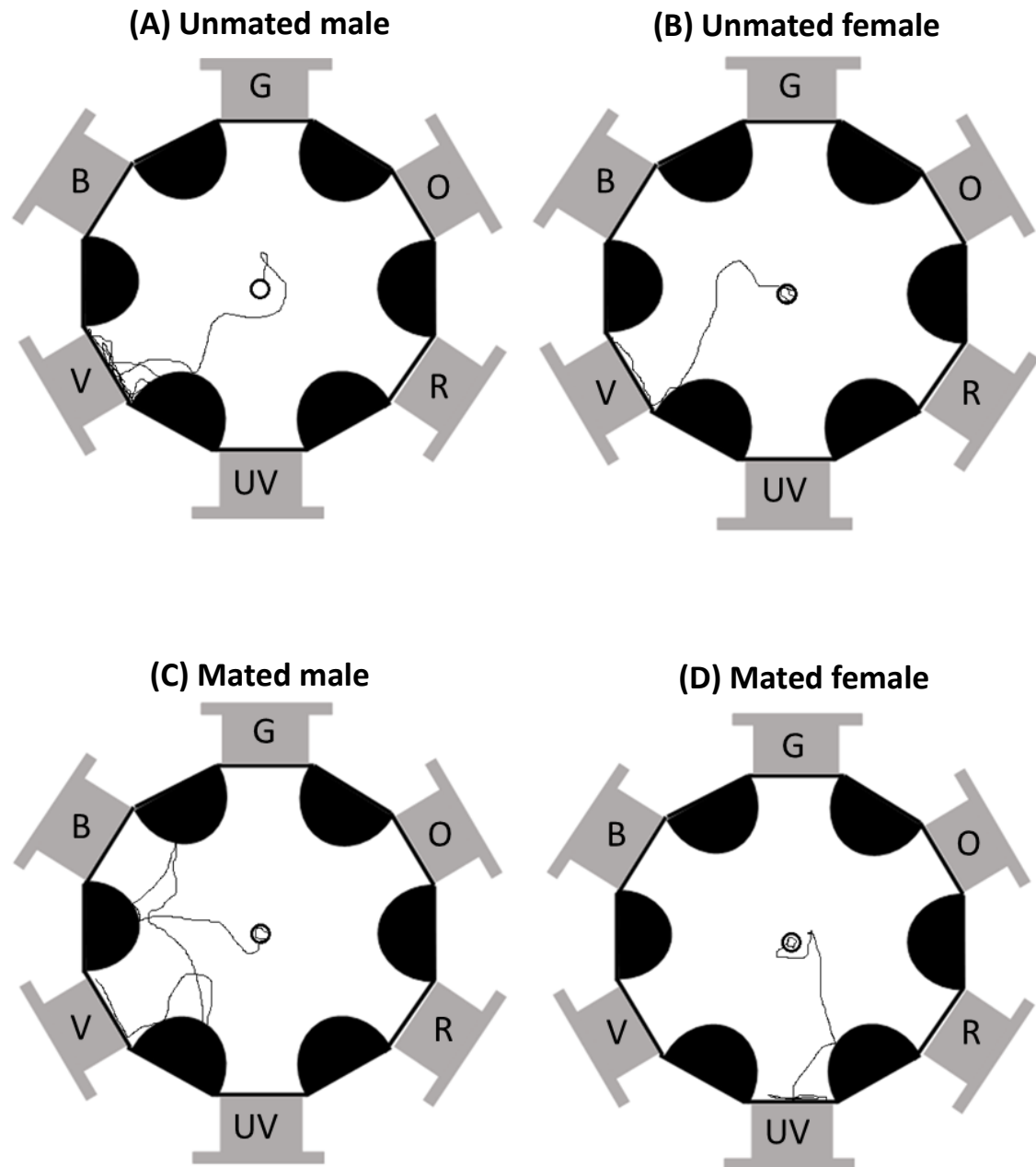


Figure 2.2. Typical walking paths of *Orius sauteri* toward the light source, representing phototactic behavior.

O. sauteri entered onto the arena from hole of the center and chose LED with preferred color. Solid lines represent individual paths. V = violet, B = blue, G = green, O = orange, R = red.

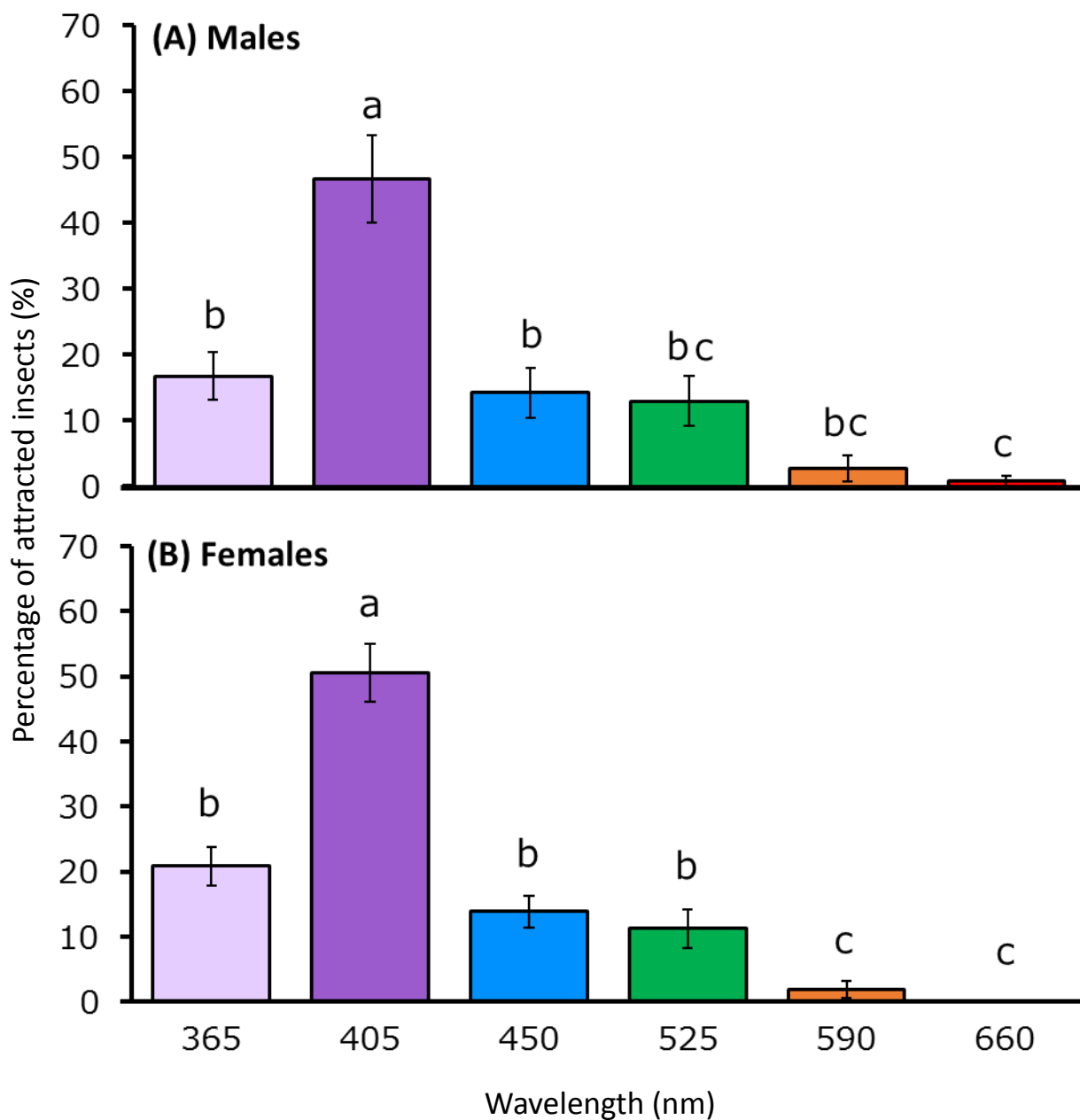


Figure 2.3. Percentage of unmated *Orius sauteri* attracted to each wavelength.

(A) Unmated males: $n = 120$ individuals, 44 of which remained in the plastic tube;
 (B) unmated females: $n = 130$ individuals, 59 of which remained in the plastic tube.
 Each bar represents the mean \pm SE. Bars with the same letters are not significantly different at $p < 0.05$, determined using the Tukey-Kramer HSD test after ANOVA.

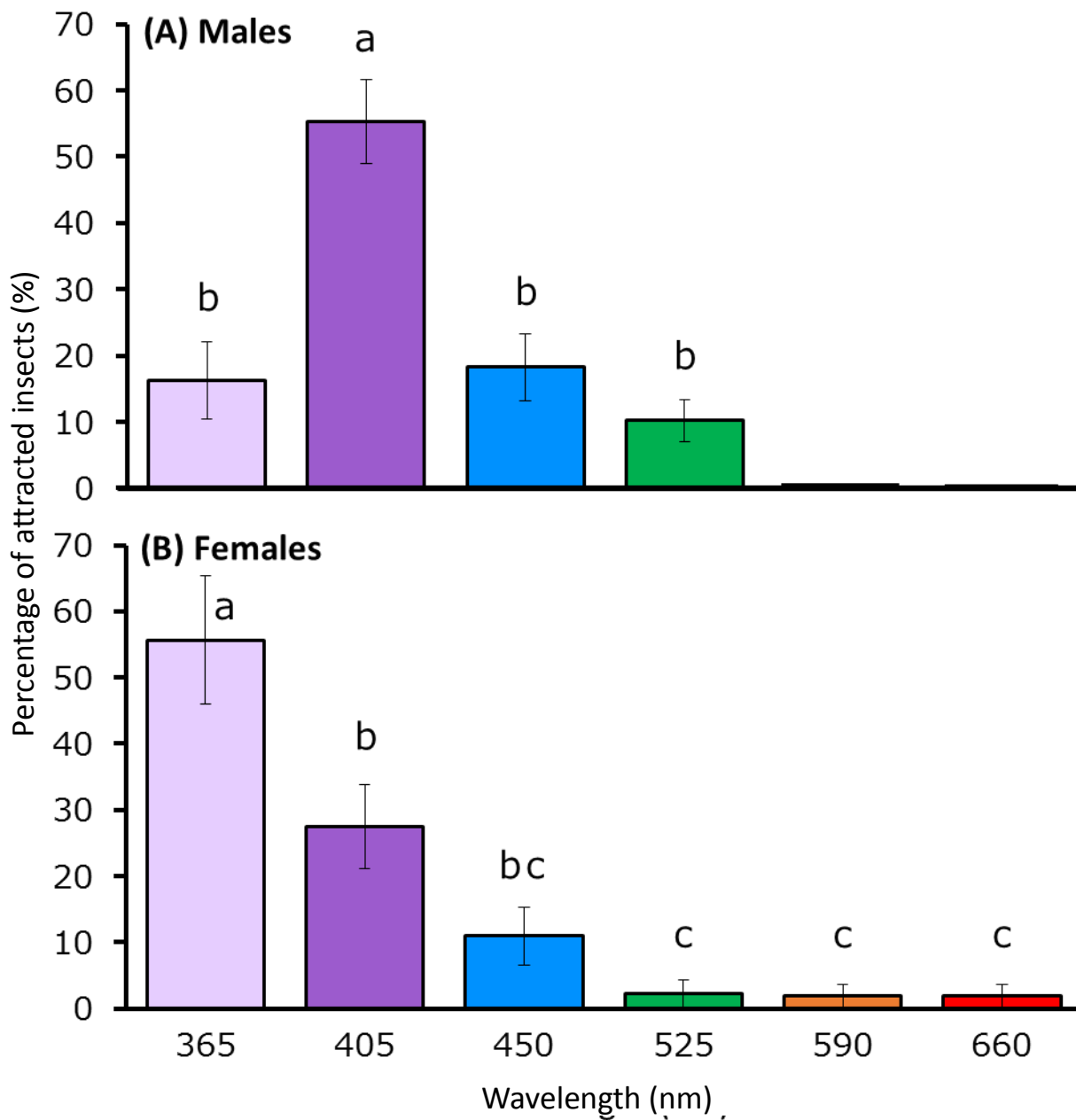


Figure 2.4. Percentage of mated *Orius sauteri* attracted to each wavelength.

(A) Mated males: $n = 70$ individuals, 19 of which remained in the plastic tube; (B) mated females: $n = 70$ individuals, 26 of which remained in the plastic tube. Each bar represents the mean \pm SE. Bars with the same letters are not significantly different at $p < 0.05$, determined using the Tukey-Kramer HSD test after ANOVA.

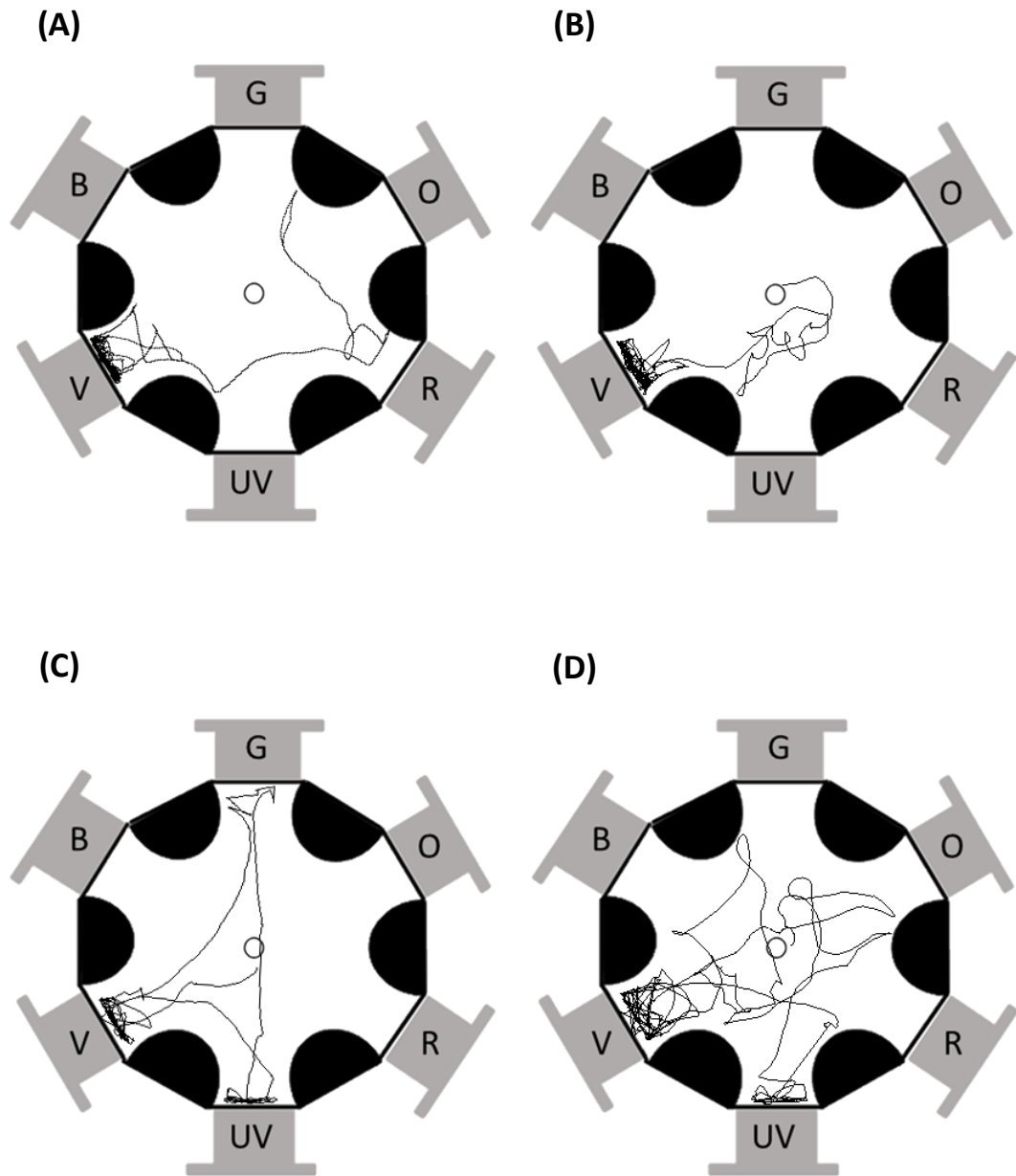


Figure 2.5. Typical walking paths of *Nesidiocoris tenuis* toward the light source, representing phototactic behavior.

N. tenuis wandered around the arena and eventually reached the light source. Some bugs went directly to the light (A, B). Others visited several lights before finally settling near a light source (C, D). Black enclosures represent the locations of each LED. Open circles indicate the holes through which bugs entered. Filled circles show the starting points of trajectories. UV: ultra violet, VL: violet, BL: blue, GR: green, OH: orange, RD: red.

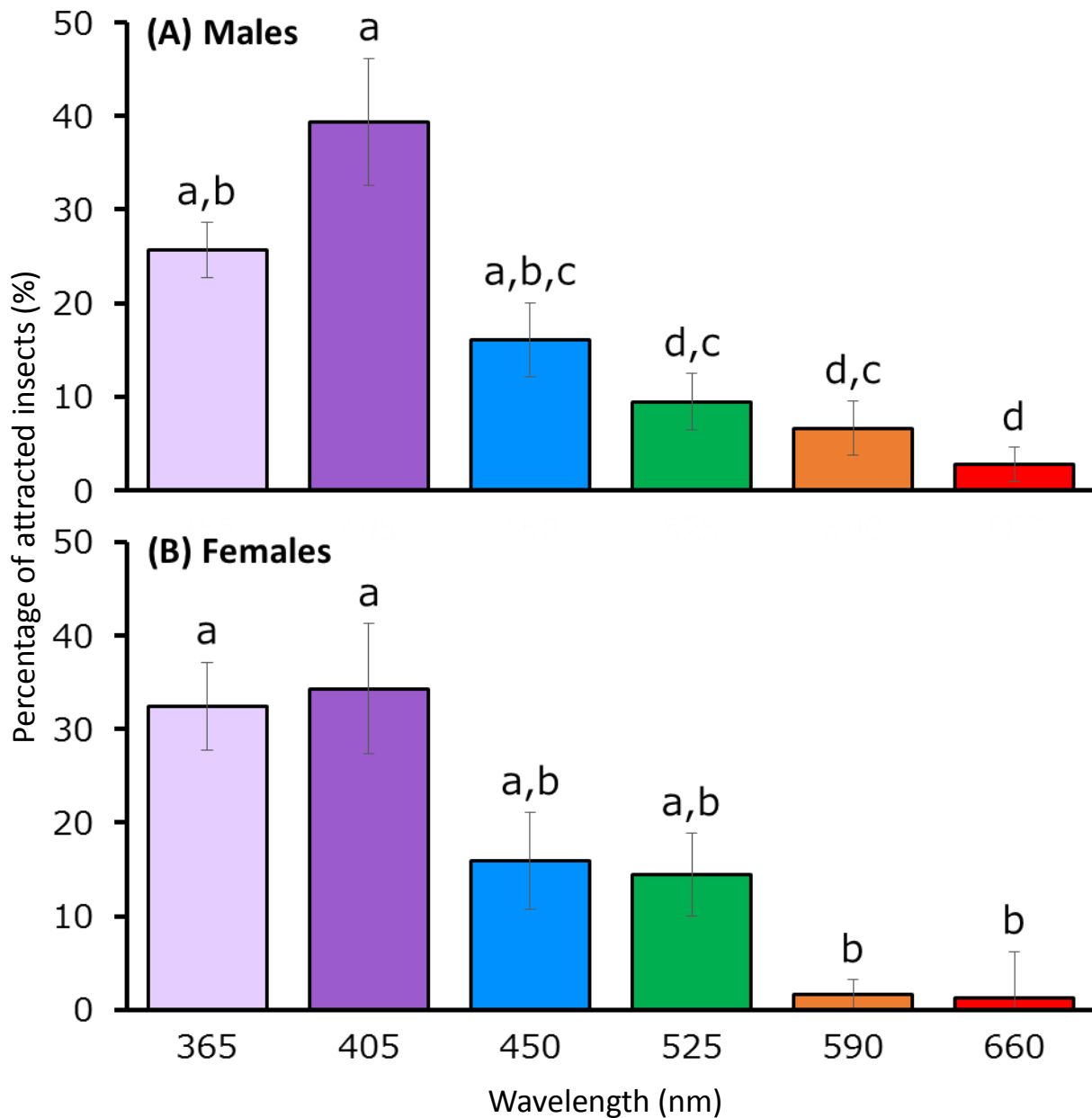


Figure 2.6. Percentage of unmated *Necidiocoris tenuis* attracted to each wavelength.

Each bar represents the mean \pm SE. Bars with the same letters are not significantly different at $p < 0.05$, determined using the Tukey–Kramer HSD test after ANOVA. The proportion of attracted bugs was normalized by arcsine square-root transformation prior to the test.

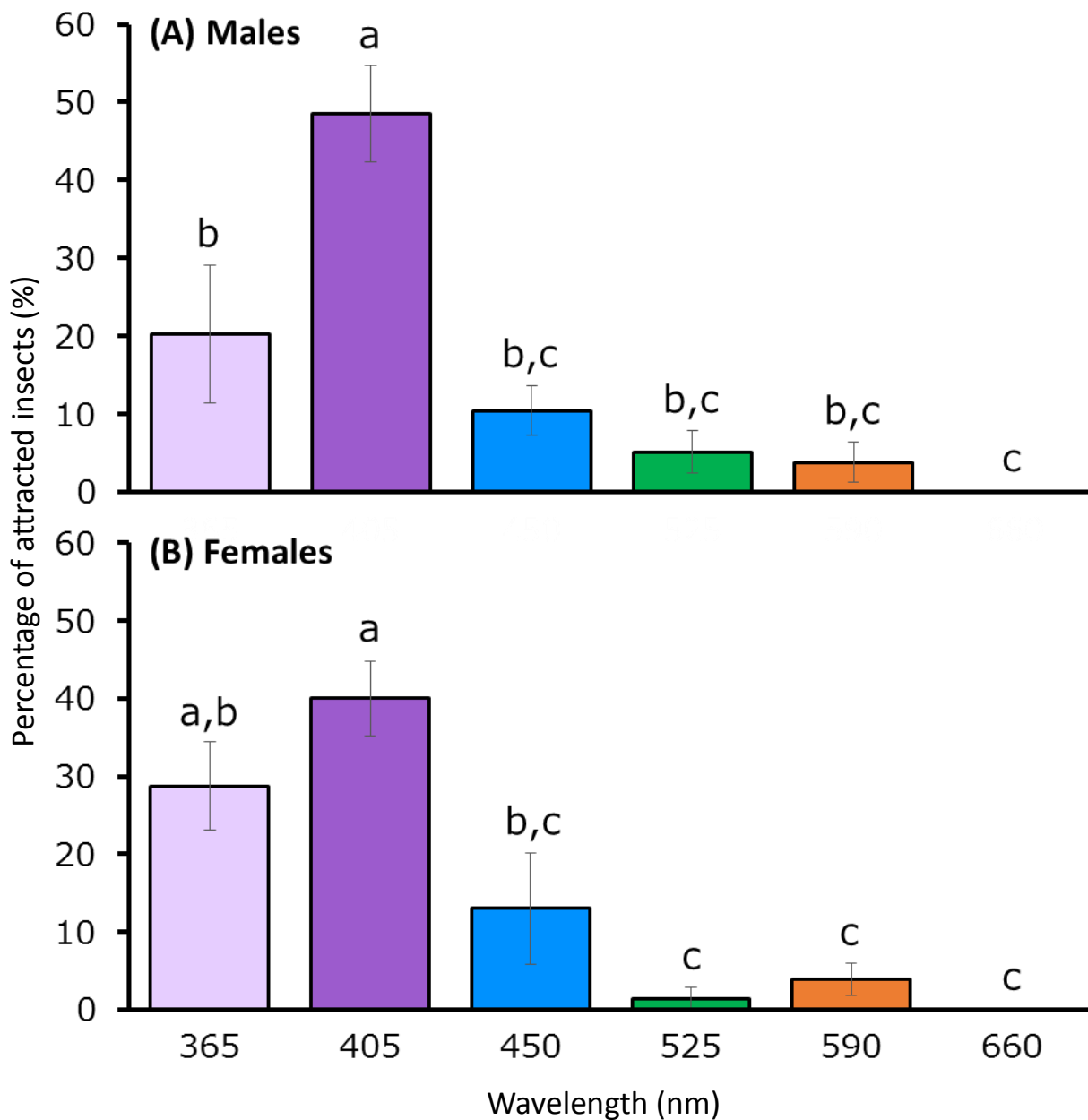


Figure 2.7. Percentage of mated *Necidiocoris tenuis* attracted to each wavelength. Each bar represents the mean \pm SE. Bars with the same letters are not significantly different at $p < 0.05$, determined using the Tukey-Kramer HSD test after ANOVA. The proportion of attracted bugs was normalized by arcsine square-root transformation prior to the test.

考察

近年、特定波長の光を照射できる LED の利用が、害虫管理において盛んに行われている。例えば、紫外光の LED はタバコシバンムシ *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae) の (Miyatake et al., 2016)、緑色の LED はサツマイモの害虫であるイモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) の捕殺やモニタリングに効果的であると報告されている (Nakamoto and Kuba, 2004)。こうした光を用いた害虫防除技術の多くは、害虫の誘引を目的としたものがほとんどであり、天敵の光応答に関しては未だ解明されていない部分が多い。本研究では、天敵昆虫ナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメの光応答を利用した誘引技術の開発を目的に、各天敵の選好波長を複数波長の LED を用いて調査した。その結果、両種ともに紫色光 (波長 405 nm) に強く誘引されることが明らかになった。昆虫の波長選好性は、これまでに様々な種で報告されているが、多くの種では紫外光や緑色光に誘引されている (Briscoe and Chittka, 2001; Johansen et al., 2011; Shimoda and Honda, 2013)。本波長光に誘引された昆虫は、本種が初の事例になる (荻野ら, 2015; Uehara and Ogino et al., 2019)。

ナミヒメハナカメムシやタバコカスミカメと同じカメムシ亜目に属するミナミアオカメムシ *Nezara viridula* (Linnaeus) (Hemiptera: Pentatomidae) とアカヒゲホソミドリカスミカメ *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Hemiptera: Miridae) では、いずれも紫外光 (波長 375 nm 付近) に最も強く誘引されることが報告されている (遠藤ら, 2014; 野口, 2014)。これら 2 種のカメムシと本研究で扱った捕食性カメムシ 2 種とでは、採餌の対象が異なる。ミナミアオカメムシとアカヒゲホソミドリカスミカメは共に植物を餌とするが、ナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメは他の昆虫も捕食する (Yasunaga, 1997; Calvo et al.,

2009). 他にブランコヤドリバエ *Exorista japonica* Townsend (Diptera: Tachinidae) にて紫色光への選好性が報告されており (Tokushima et al., 2016), 本種はチョウ目害虫の捕食寄生者であることが知られる. このことから, 捕食性昆虫の紫色光という波長選好性は, 餌となる生物種の探索や追跡などの捕食行動に関連しているのではないかと推測される.

天敵昆虫を栽培作物へ誘引し害虫の密度を抑制するためには, 誘引の際に害虫種などの混入を防ぐ“選択性”を高める必要がある. ヒメハナカメムシ類の捕食対象である害虫ミカンキイロアザミウマ *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) やチャノキイロアザミウマ *Scirtothrips dorsalis* Hood (Thysanoptera: Thripidae) は紫外光 (波長 355 nm 付近) と緑色光 (波長 525 nm 付近) に (大谷ら, 2014; 貴志ら, 2014), ミナミキイロアザミウマ *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) は青色光と緑色光に誘引されることが報告されている (眞壁ら, 2014; 柴尾・田中ら, 2014; 芳賀ら, 2014). また, タバコカスミカメの捕食対象である害虫タバココナジラミ *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) は緑色光 (波長 525 nm 付近) に (Chu et al., 2003; Stukenberg et al., 2015), オンシツコナジラミ *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) は青色光 (波長 470 nm 付近) に誘引されることが報告されている (Jeon et al., 2014). 一方で, 天敵昆虫であるナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメは, これらの害虫の選好波長とは異なる紫色光に対し強く誘引された. このことは, 利用する光の波長を厳選することで, 誘引の選択性を上げられる可能性があることを示している.

本研究では, 交尾経験による波長選好性の変化が確認された. ナミヒメハナカメムシでは, 未交尾の雌雄および交尾した雄が紫色光 (波長 405 nm) を選好したのに対し, 交尾を経験した雌は紫外 (波長 365 nm) を最も選好した. 過去に,

タバコシバンムシにおいて、産卵により青色への誘引性が無くなることが報告されている (Katsuki et al., 2013). 本研究結果からは、雌の紫色光に対する誘引性の消失という現象が交尾行動による変化なのか、交尾に伴う卵巣発育や産卵行動による変化なのかは明らかにできなかった。しかし、同じ交尾済みでも雄の波長選好性は変化せずに雌のみが変化したことから、産卵場所を探す、もしくは再交尾を防ぐため雄の少ない場所への移動を促しているのではないかと考えられる。

また、この変化は、タバコカスミカメにおいても確認された。タバコカスミカメでは、未交尾の雌雄および交尾済み雌は紫色光だけでなく紫外光にも選好性を示していた。一方で、交尾を経験した雄は、紫外光に対する選好性が減少していた。交尾経験の有無で波長選好性を比較した研究は他にないことから、この波長選好性の変化がいったい何に起因しているのかは明らかにできなかった。しかし、交尾経験の有無に関わらずナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメの多くは、害虫と異なる選好波長である紫色光に対し高い選好率を示していた。したがって、紫色光は、これらの天敵の誘引に有効なのではないかと考える。紫色光が実際の栽培圃場でも天敵を誘引できるのかどうか評価するために、第 3 章で照射時間の決定を行い、実証試験を第 4, 5 章で行う。

第3章 活動リズム測定

害虫防除の実施により得られる効果は、対象とする種の活動時刻に依存することから、時間により大きく左右されることが報告されている。例えば、昼行型であるカンキツ類の重要病害ミカンキジラミ *Diaphorina citri* (Kuwayama) (Homoptera: Psyllidae) の黄色粘着板による捕殺数は、夜間と比較して日中で著しく高くなる (Sétamou et al., 2012)。また、ブドウの病気媒介昆虫であるヨコバの1種 *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae) は、夜間に飛翔することから18時から8時までの日の当たらない時間帯で最も捕獲率が高くなる傾向にあり、日中の間はほとんど捕獲できないことが報告されている (Lessio et al., 2004)。これらの報告は、光を用いて昆虫の行動を制御するには、対象とする昆虫の活動時間帯に光を照射することが重要であることを指している。また、活動していない時間帯での光の照射は、誘引率を著しく下げることから、害虫の活動しない時間帯に光を照射することで、光による誘引に更なる選択性を付与できると考えられる。したがって、光による天敵の選択的な誘引を実現するためには、“天敵が活動し” かつ “害虫が活動しない” 時間帯を狙って光を照射する必要がある。過去の報告からタバコカスミカメは、日没前後に活発になる薄暮型であることが知られているが (Nakano, unpublished data)、ヒメハナカメムシ類の活動リズムについて調査した報告はない。そのため、ナミヒメハナカメムシでは、どの時間帯に飛翔や捕食などの活動をしているのか分からないことから、何時頃に光を点灯すれば誘引でくるのかは明らかではない。そこで、本章では、第2章で明らかにした天敵を誘引する波長光の照射時間を決定すべく、ナミヒメハナカメムシの1日の活動時刻を調査した。

材料および方法

供試虫

第2章と同様に、飼育した未交尾のナミヒメハナカメムシの成虫を実験に用いた。実験に用いる個体は、老衰などによる活動量の低下を考慮して、全て羽化後5日以内の個体とした。また、実際に測定する個体は、活動量への齢による影響を抑えるために、連続3日以内に羽化した個体群を使用した。

活動リズム測定装置

活動量は、プラスチックシャーレ2つを加工した装置と赤外線アクトグラフを用いて測定した。プラスチックシャーレ（直径35 mm, 高さ10 mm）の底面の中心に直径4 mmの穴をあけ、加工したシャーレの下に別のシャーレ（直径35 mm, 高さ8 mm）を接合した（Figure 3.1-A）。下部のシャーレに蒸留水を入れ、上部シャーレ底にあけた穴に丸めた濾紙を差し込むことで、給水器を作成した。上部のシャーレに餌としてスジコナマダラメイガの卵とメキシコマンネングサを1房入れ、1週間以上生存できる環境を用意した。供試虫1匹をシャーレ内に放したあと蓋をし、脱走を防ぐために長さ約2 cm, 幅約5 mmに切ったビニールテープで蓋を3箇所固定した。このようなシャーレを雌雄別々に16個ずつ作り、アクトグラフに設置した。アクトグラフ内は、天井部から床部にかけて昆虫の複眼では感知できない赤外線が通っている（Figure 3.1-B）。シャーレ上部から通過する赤外線を、ナミヒメハナカメムシが遮断した回数を記録し活動量とした。

測定条件

測定は、屋内と屋外の 2 つの環境下で行った。屋内試験は、温度が 25°C に維持されているインキュベーター内にて、12L (明期):12D (暗期), 13L:11D, 16L:8D の異なる 3 つの光条件下で実施した。明期には、上部から 10 ワットの蛍光灯を照射し、タイマーを用いることで点灯時間を制御した。屋外試験は、農業・食品産業技術総合研究機構 (36.3°N, 140.5°E) の敷地内で実施し、直射日光の当たらないサワラ *Sawara cypress* の林内で 2013 年 8 月 27 日から測定を行った。いずれの試験も、雌雄ともに未交尾個体を供試し、測定期間を 1 週間設けた。測定期間中は、供試虫に刺激を与えないために、餌の交換などは行わなかった。

統計解析

測定により得られた活動リズムのデータは、サーカディアン生体リズム解析ソフト ClockLab (Actimetrics, Wilmette, IL, USA) を用いて解析した。死亡や脱走により活動が検出されていない、もしくは赤外線が反応し続けリズム性が見られないデータを除き、測定開始日以降の 3 日間のデータを抽出した。個体別に 30 分毎の赤外線を遮断した回数を積算し、抽出した 3 日間のデータを平均することでナミヒメハナカメムシの 24 時間の経時的な活動量の変化を算出した。また、明期の活動傾向を明らかにするために、明期開始から 12 時間までの活動量を 4 時間毎の 3 種に期間に分け、それぞれ前半 (early-day: 0~4 時間後)、中盤 (mid-day: 4~8 時間後)、後半 (late-day: 8~12 時間後) と定義した。各時間帯における総活動量を算出し、等分散性を確保するためにロジスティック変換を行った。変換には、総活動量が 0 の個体も含まれているため Yamamura (1999) を

参考に、各総活動量に 0.5 を足してから行った。統計解析は、統計分析フリーソフト R 3.2.3 (R Core Team, 2015) を用いて one way-ANOVA で分析し、Tukey's HSD 法にて多重比較を行った。

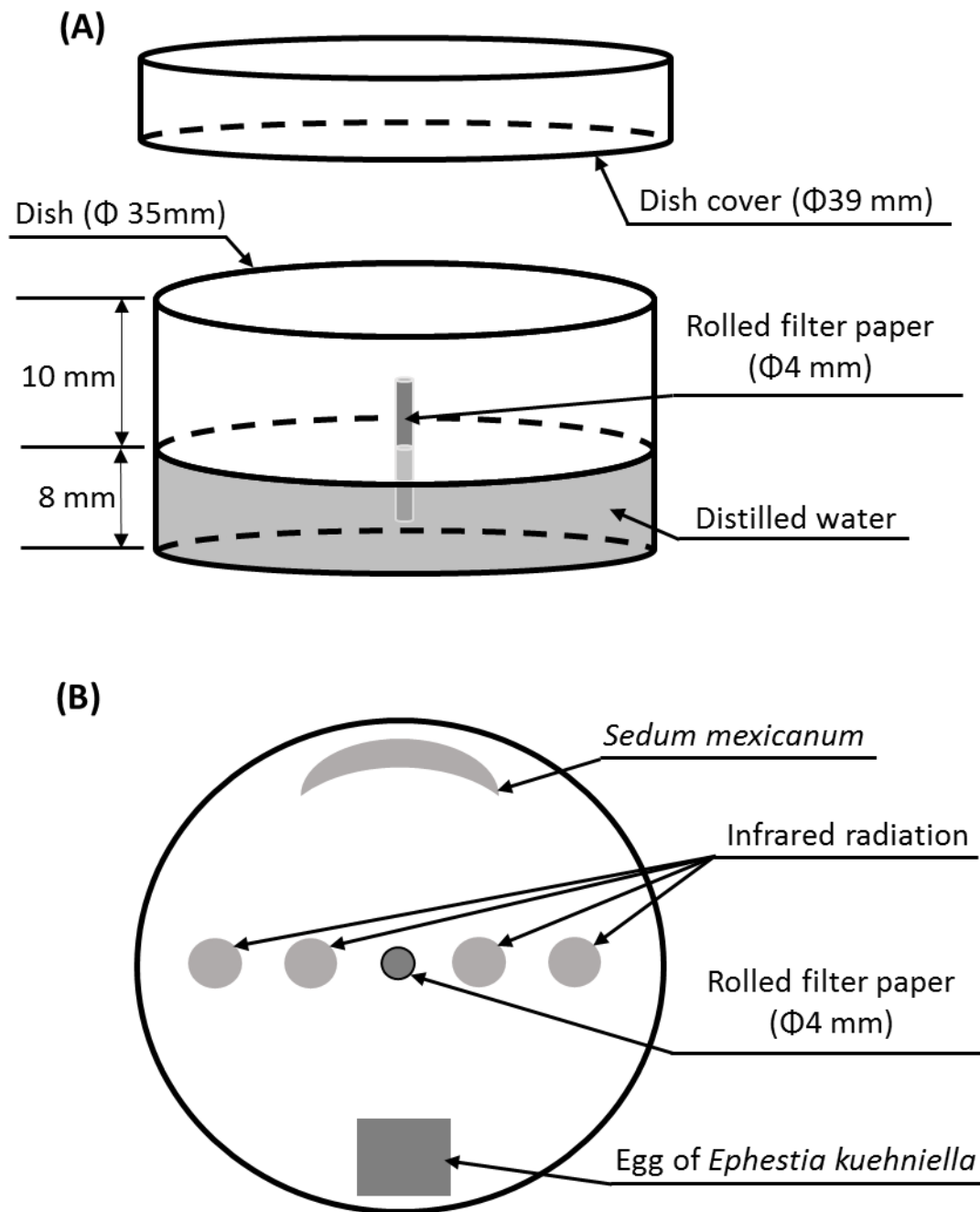


Figure 3.1. Experimental device used to measure daily distribution of activity.

The device consisted of a stack of two plastic dishes. (A) Side view of the experimental set-up. The lower dish was filled with distilled water to supply water and prevent drying. A bug and food were put into the upper dish. (B) Top view of the experimental set-up. The infrared beams were passed through four places from top to bottom of plastic dishes for detection of bug's movement. The activity of the bug passing the infrared sensor was recorded for 1 week.

結果

屋内試験

屋内試験では、全ての光条件において明期開始から活動量が徐々に増加し、暗期の始まりとともに急激に減少した。この結果は、ナミヒメハナカメムシが典型的な昼行性昆虫であることを示している。12L:12D の光条件下では、明期全体の 30 分あたりの平均活動量は、雌雄それぞれ 3.47 ± 0.47 回 ($n=8$), 4.32 ± 0.20 回 ($n=12$) であり、雄よりも雌の方が活発であった (Figure 3.2)。また、明期開始から 12 時間までの細かい活動傾向を確認すると、雄の明期後半の活動量が 49.46 ± 16.89 回 (one way-ANOVA, $F_{2,21}=2.78, p<0.1$) となり、前半よりも有意に高くなった (Tukey's HSD test, $p<0.05$) (Table 3.1)。一方で、雌の後半の活動量は 80.50 ± 16.31 回 ($F_{2,33}=15.73, p<0.01$) となり、前半および中盤よりも著しく高かった ($p<0.05$)。活動量は、暗期終了後すぐには無くならず、最初の 1~2 時間は活動が確認された。明期の後半に最も活動量が高くなり、消灯から 1~2 時間の間は活動するという傾向は、他の光条件下でも確認された。

13L:11D 条件下での明期全体の平均活動量は、雄が 8.59 ± 0.12 回 ($n=14$)、雌が 9.44 ± 1.15 回 ($n=11$) となり、雌の方が活発に活動していた (Figure 3.3)。また、後半の活動量は、雄が 109.38 ± 16.40 回 ($F_{2,39}=11.46, p<0.01$)、雌が 135.58 ± 13.10 回 ($F_{2,30}=23.07, p<0.01$) となり、他の時間帯よりも有意に高かった ($p<0.05$)。12L:12D と同様に、明期前半の活動量が最も低く、時間の経過と共に徐々に活動量が上昇していく傾向が確認された。活動量は、暗期開始から 1~2 時間かけて減少し、明期が始まるまで低く維持された。

16L:8D 条件下における明期全体の平均活動量は、雄で 5.54 ± 0.12 回 ($n=13$)、雌で 6.21 ± 0.16 回 ($n=13$) であった (Figure 3.4)。後半の活動量は、雄雌それ

ぞれ 80.03 ± 9.58 回 ($F_{2,21} = 26.93, p < 0.01$), 93.26 ± 17.12 回 ($F_{2,21} = 18.52, p < 0.01$) となり, 他の光条件と同様に著しく高かった ($p < 0.05$). 点灯から 13 時間後には, 活動量の減少が確認されたが, 暗期の開始から 1~2 時間の間は活動していた.

屋外試験

屋外試験においても, 屋内試験と同様の活動リズムが確認された (Figure 3.5). 雌雄ともに活動量は, 日の出から徐々に上昇を始め, 明期終了直前に最大に達した. 日中の平均活動量は, 雄雌それぞれ 12.79 ± 0.24 回 ($n = 14$) と 16.64 ± 0.29 回 ($n = 15$) であった. 明期後半の活動量は, 雄が 173.05 ± 22.57 回 ($F_{2,39} = 78.67, p < 0.01$) となり, 雌が 236.27 ± 27.36 回 ($F_{2,42} = 47.79, p < 0.01$) であった. 室内試験と同じく明期後半の活動量は, 明期前半および中盤よりも有意に高くなった ($p < 0.05$). この活動傾向は, 自然光の光量とは同調しておらず, 活動量のピークは自然光の光量のピークの後に来た. また, 屋外の最高気温は日の出から 7 時間後の 32.1°C であり, 自然光の光量と同様に活動量の変動と温度の変動に係性は見られなかった. 屋内試験でも確認されたように, 屋外試験においても日没から 2 時間の間は活動が確認された.

活動量の比較

屋内および屋外での 4 つの光条件下における活動量の最大値をそれぞれ 100 とし, 活動の変動を比較した結果を Figure 3.6 に示した. その結果, 全ての光条件で共通することが 2 点確認できた. 1 つは, 活動量が最大に達するのは, 明期

後半である点灯もしくは日の出から 9~12 時間後の夕方頃であること．もう 1 つは，暗期の開始と共に活動量の急激な減少が始まる一方で，1~2 時間は活動していることである．いずれの試験においても，暗期開始から 2 時間までの活動量の総和は，暗期全体の活動量の 3 分の 1 以上を占めていた．

Table 1. Comparison of total activity counts during daytime in *Orius sauteri*.

Photoperiod	Sex	n	Total activity (counts for 4 hours)			ANOVA	
			Early-day	Mid-day	Late-day	<i>F</i>	<i>p</i>
12L:12D	♂	8	9.33 ± 3.82 ^a	22.46 ± 9.00 ^{a,b}	49.46 ± 16.89 ^b	2.7764	0.08514
	♀	12	3.28 ± 1.32 ^a	14.06 ± 3.80 ^b	80.50 ± 16.31 ^c	15.732	1.591e-05
13L:11D	♂	14	34.29 ± 6.59 ^a	55.67 ± 9.10 ^a	109.38 ± 16.40 ^b	11.459	1.217e-04
	♀	11	16.00 ± 4.26 ^a	51.97 ± 6.94 ^b	135.58 ± 13.10 ^c	23.069	8.567e-07
16L:8D	♂	13	8.77 ± 2.38 ^a	24.87 ± 5.36 ^b	80.03 ± 9.58 ^c	26.933	7.059e-08
	♀	13	5.41 ± 1.83 ^a	30.72 ± 7.75 ^b	93.26 ± 17.12 ^c	18.517	2.952e-06
Natural light	♂	14	16.50 ± 3.35 ^a	109.52 ± 19.45 ^b	173.05 ± 22.57 ^c	78.674	2.05e-14
	♀	15	22.16 ± 5.14 ^a	124.91 ± 22.45 ^b	236.27 ± 27.36 ^c	47.785	1.511e-11

Different small letters within each column show significant differences ($p < 0.05$), determined using the Tukey-Kramer HSD test after ANOVA.

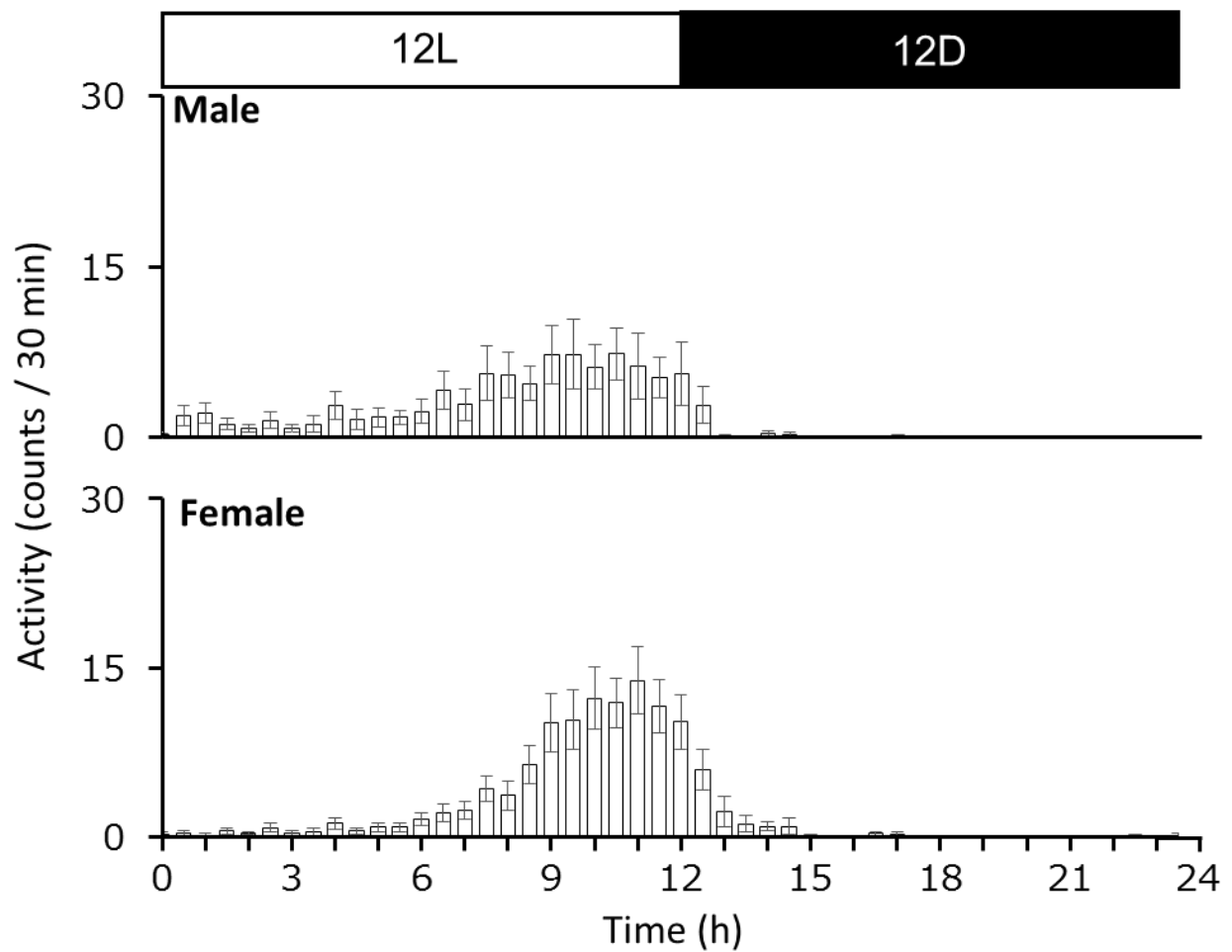


Figure 3.2. Daily activity of the predatory bug *Orius sauteri* under 12L:12D photoperiod.

Each bar indicates the activity counts for 30 minutes. Error bars indicate the standard errors. Upper horizontal bars indicate the light (white) and dark (black) periods. Lights-on time was set at 0 hours.

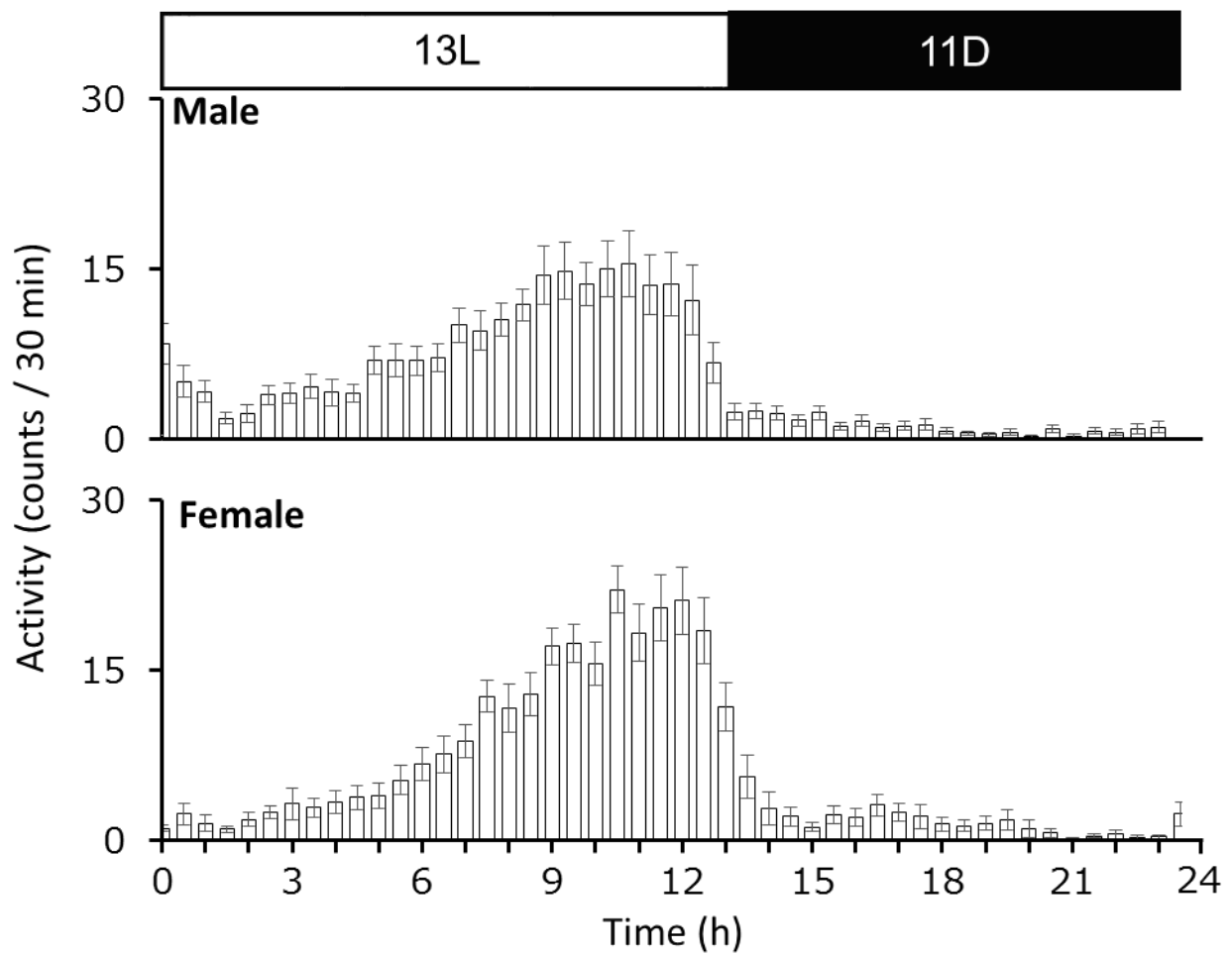


Figure 3.3. Daily activity of the predatory bug *Orius sauteri* under 13L:11D photoperiod.

Each bar indicates the activity counts for 30 minutes. Error bars indicate the standard errors. Upper horizontal bars indicate the light (white) and dark (black) periods. Lights-on time was set at 0 hours.

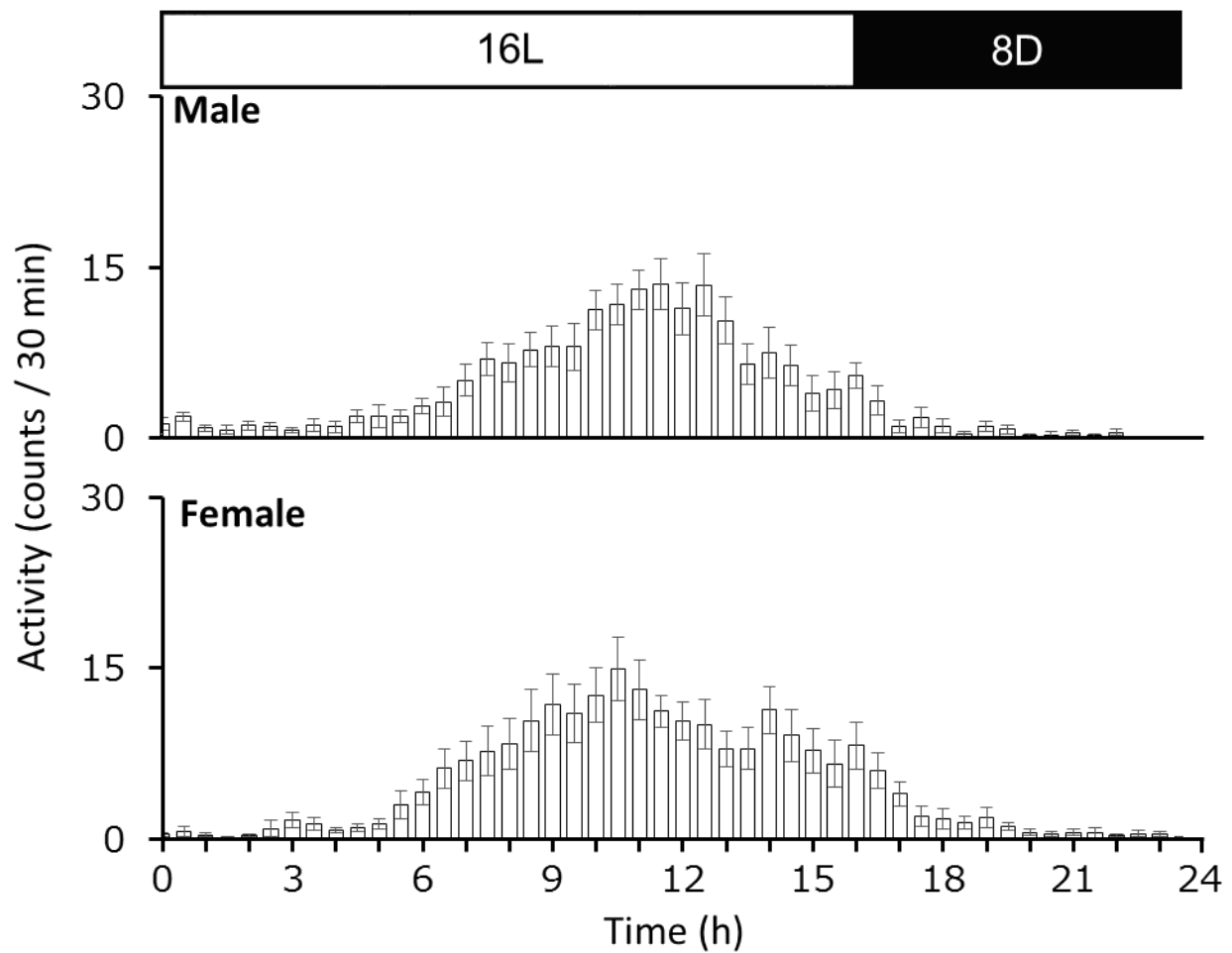


Figure 3.4. Daily activity of the predatory bug *Orius sauteri* under 16L:8D photoperiod.

Each bar indicates the activity counts for 30 minutes. Error bars indicate the standard errors. Upper horizontal bars indicate the light (white) and dark (black) periods. Lights-on time was set at 0 hours.

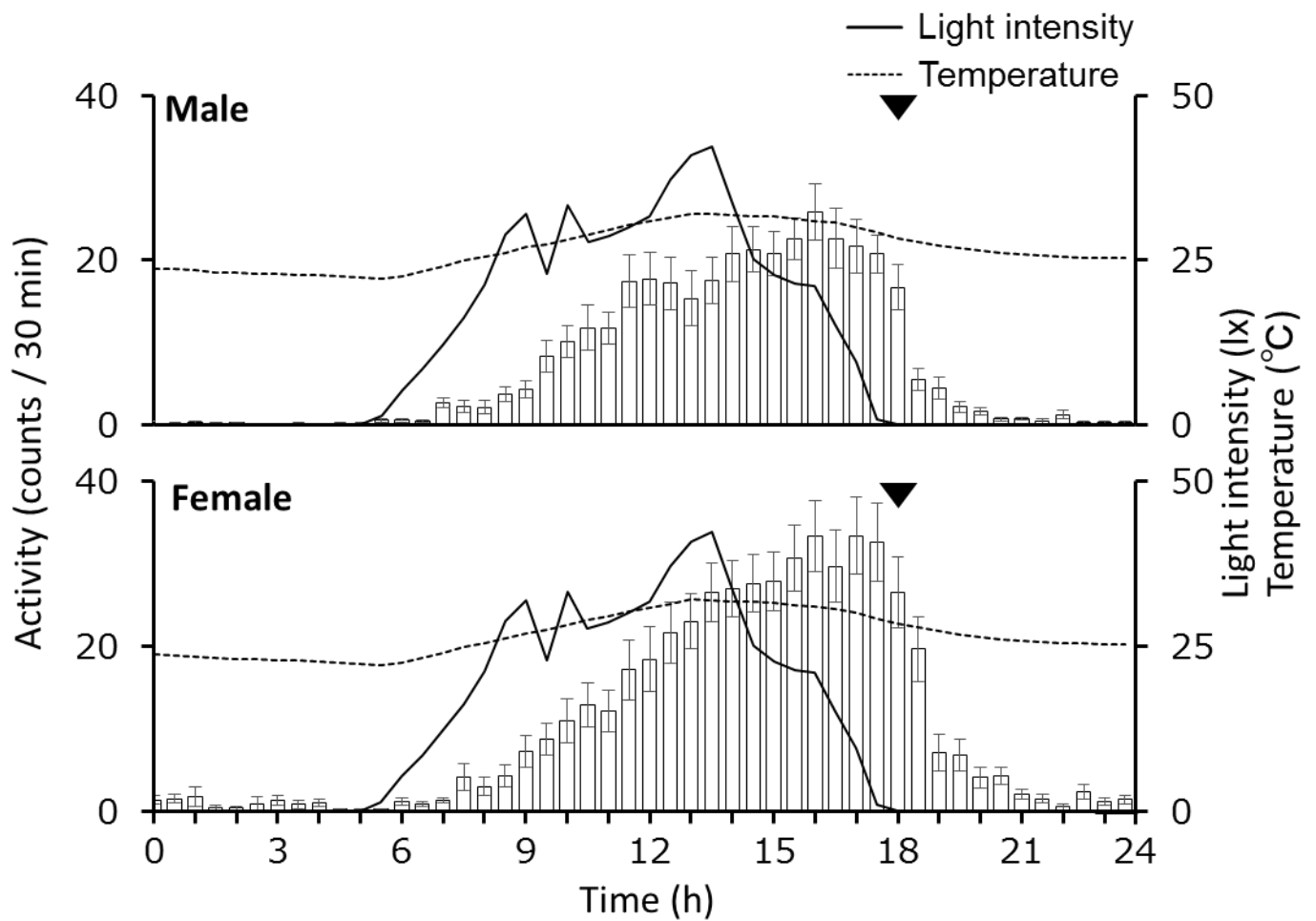


Figure 3.5. Daily activity of the predatory bug *Orius sauteri* under natural light conditions.

The experiment was performed from August 28, 2013. Right vertical axis indicates both light intensity and temperature. The horizontal axis shows real time. Each bar indicates the activity count for 30 minutes. Error bars indicate the standard errors. Solid lines in both panels show the average intensity of the natural illuminance, and the arrowhead indicates sunset. Doted lines show the average temperature. Weather during the experiment was fair and the daily average temperature was 26.7°C.

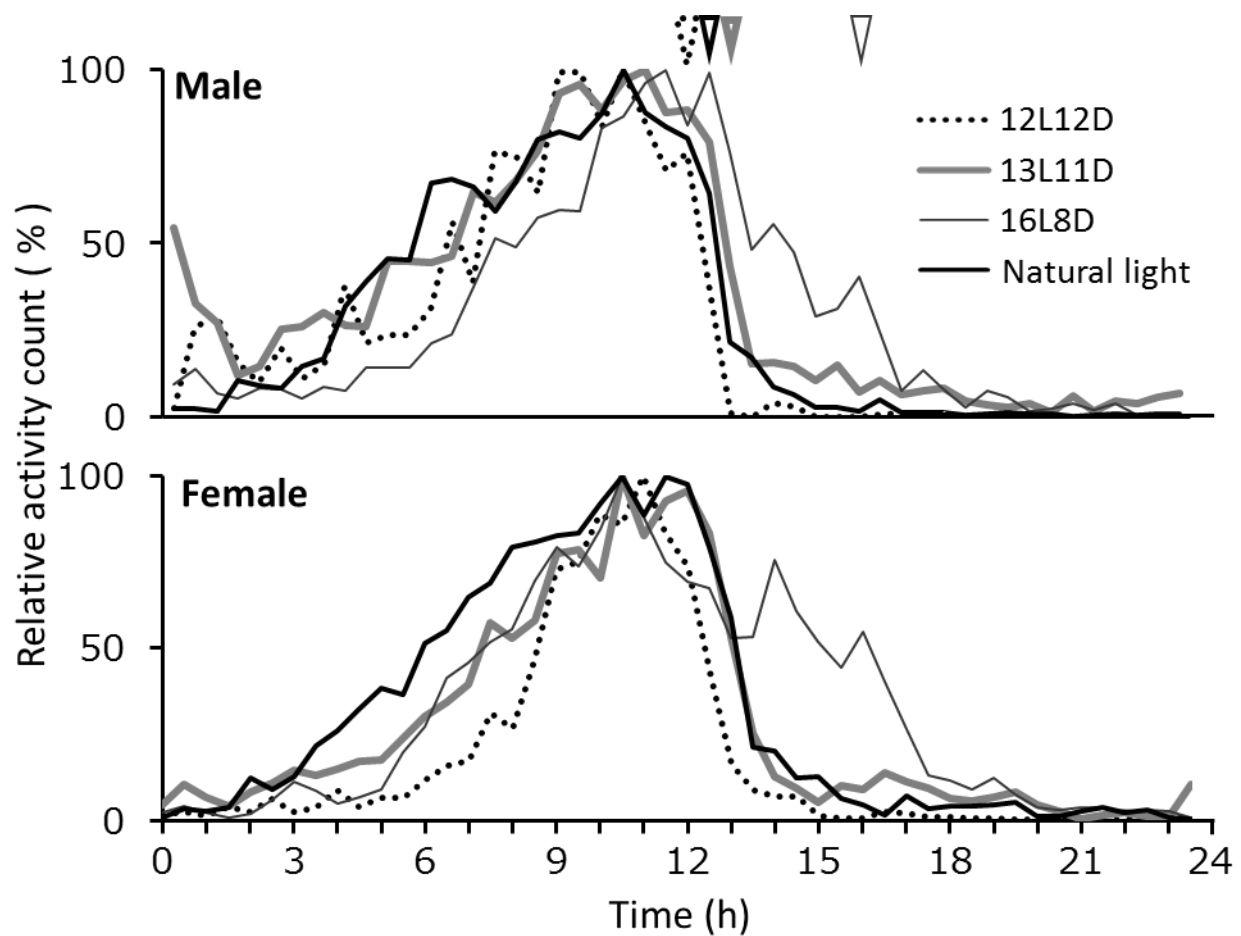


Figure 3.6. Comparison of the daily activity under various photoperiods.

Daily activity distributions under all photoperiod conditions are plotted. Activity count is expressed as relative values. Maximum activity count was set at 100%. Lights-on time (light–dark cycles) or time when the natural light exceeded 1 lux was set at 0 hours. Arrowheads on each line indicate lights-off or sun-set.

考察

多くの昆虫には、日長に同調した活動リズムがあり、種特異的な活動時刻が報告されている。このような昆虫の活動リズムは、大きく分けて昼行型、夜行型、薄明薄暮型の 3 つに分けることが出来る。例えば、アブラムシを宿主とするギフアブラバチは、光の当たる時間だけ活動する昼行性昆虫であり（阿部ら, 2014）、キンウワバ（Lepidoptera: Noctuidae）やスズメガ（Lepidoptera: Sphingidae）などは夜間のみ活動する夜行型であることが報告されている（霜田・木口, 1995; 滝・野村, 2004）。一方で、ショウジョウバエやサシガメ *Rhodnius robustus* Larrousse（Hemiptera: Reduviidae）は、明け方（薄明）と夕方（薄暮）に活発になる薄明薄暮型であることが知られている（Helfrich-Förster, 2001; Sekine et al., 2008; Pavan et al., 2016）。そして、本研究の結果からは、ナミヒメハナカメムシは、昼の間に活発に行動し、夜間は活動が休止する典型的な昼行型の昆虫であることが明らかになった。ヒメハナカメムシの活動に関しては、光強度の上昇とともに活動量が増加することや（Wang et al., 2013）、植物の揮発性物質に対する嗅覚応答が夜間は抑制されていることが他に報告されている（Reid and Lampman, 1989）。また、屋外においては、青色の粘着トラップを用いた際は、夜間よりも日中の方がヒメハナカメムシを多く捕獲することができるとされている（Furihata et al., 2019）。これらの報告は、本研究の結果であるナミヒメハナカメムシが昼行性昆虫であるという結論と一致している（Ogino et al., 2019）。

本研究からナミヒメハナカメムシは、日中でも日出から 9~12 時間後の午後に活動量が最大になることが明らかになった。本種と同じく捕食性のカメムシである *Triatoma gerstaeckeri* (Stål) (Hemiptera: Reduviidae) の活動量は、餌となる生物の活動が緩慢になる日出前後に高くなり、この時間帯は餌の探索を行っていることが知られている（Wormington et al., 2018）。ナミヒメハナカメムシの捕食

対象であるアザミウマの歩行活動は、ナミヒメハナカメムシとは逆に午前中に高く、午後に低くなることが報告されている (Whittaker and Kirk, 2004). このことから、ナミヒメハナカメムシの明期後半に活動量が高くなるという傾向は、捕食対象であるアザミウマの捕獲率を上げるためではないかと考えられる.

また、明期の活動量は、いずれの条件においても雄よりも雌の方が高かった. これは餌の消費量の差に由来すると思われる. 産卵も担うナミヒメハナカメムシの雌成虫は、雄よりもアザミウマを多く消費することが知られている (Nagai and Yano, 2000). そのため、雌は、より多くのアザミウマを得るために、雄よりも活発であるのではないかと推測される.

昆虫の色覚を利用したトラップは、対象となる昆虫の活動していない時間帯に使用しても、良い効果が得られないことが報告されている (Stukenberg et al., 2015). このことを考慮すると、ナミヒメハナカメムシの色覚を利用した誘引は、本種の活動量が最も高くなる昼間に実施するのが最適であるように思える. しかしながら、走光性を利用し行動制御を試みる本研究では、昼間に紫色光を点灯しても、効率的にナミヒメハナカメムシを誘引できるとは考えられない. 何故なら昼間は、紫色光よりも太陽光の光量の方が強いからである. 第 4 章の実証試験で使用する予定の紫色 LED の光量は $0.821 \mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ (後述) であり、太陽光の 0.03 % 程の光量しかない (石井ら, 2004). そのため、ナミヒメハナカメムシに走光性を引き起こすためには、太陽光の光量が低い時間帯を狙って紫色光を照射する必要がある. そこで、私は、ナミヒメハナカメムシの日没後の活動に着目した.

本研究では、いずれの光条件下においてもナミヒメハナカメムシは、明期終了間際の後半に活動が最も活発になった. また、消灯および日没後はすぐに活動が停止するわけではなく、暗闇の中でも 2 時間程は活動していた. このことから、

太陽光の光量が低くなる日没前後の時間帯でなら、ナミヒメハナカメムシの走光性が誘発されると予測される。また、この時間帯には、誘引の選択性においても非常に大きな利点が存在する。ナミヒメハナカメムシの捕食対象である害虫アザミウマは、午前中に飛翔行動が活発になり、午後からは活動量が減少する傾向にあることが知られている (Liang et al., 2010)。そのため、日没前後は、アザミウマを誘引せず、ナミヒメハナカメムシを選択的に誘引することができる時間帯であると思われる。

タバコカスミカメにおいては、日中の活動量が低く、日没前後に最も活動量が高くなる薄暮型の天敵であることが分かっている (Nakano, unpublished data)。また、捕食対象である害虫コナジラミの活動は、アザミウマと同様に午前中に飛翔行動が活発になり、午後は低いことが報告されている (Taravati et al., 2014)。そのため、ナミヒメハナカメムシと同じく、日没前後なら、コナジラミを誘引することなく、タバコカスミカメを選択的に誘引できるのではないかと予測される。

以上のことから、ナミヒメハナカメムシおよびタバコカスミカメの誘引に最も効果的な光の点灯時間は、走光性の定位行動に邪魔な光源がなく、かつ害虫が活動しない日没後 2 時間を含む夕方頃であると考えられる。本時間帯の照射が、各天敵種を本当に誘引できるか否かを検証するために、第 4 章ではナミヒメハナカメムシの、第 5 章ではタバコカスミカメの誘引実証試験を行う。

第 4 章 露地での実証試験

ヒメハナカメムシ類は、世界各地に幅広く生息分布する捕食性昆虫であり (Lattin et al., 1989), アザミウマを始めアブラムシやコナジラミなど様々な害虫に対する防除技術として有効とされている. 例えば, 北アメリカでは *O. insidiosus* (Say) と *O. tristicolor* (White) が生物的防除資材として販売されており (Hunter, 1997), ヨーロッパでは *O. laevigatus* (Fieber) が利用されている (Bennison et al., 2002). アジア圏内では, タイリクヒメハナカメムシ *O. strigicollis* (Poppius) やコヒメハナカメムシ *O. minutus* (L.) の利用が進んでいる. 我が国においては, 温暖な気候の地域を中心にタイリクヒメハナカメムシが分布していることから (Yasunaga, 1997; Hinomoto et al., 2009a), 本種が 2001 年から生物的防除資材として販売・利用されている (Hinomoto et al., 2009b). これまでに, ヒメハナカメムシ類の栽培作物への誘引・定着を促す技術として, 様々な手法が検討されてきた. *O. insidiosus* では(E)-2,7-octadienal が, コヒメハナカメムシ *O. minutus* では(Z)-9-nonacosene が性フェロモンとして同定され, 雄の誘引に有効であることが示されている (Aldrich et al., 2007; Maeda et al., 2016). しかし, 性フェロモンでは雄の誘引しかできず, 産卵および増殖ができる雌を誘引できないことが問題である. また, これらの現象は, 屋内実験でしか効果が確認されておらず, 実際の圃場で効果が発揮されるか否かは未だ検証されていない. そこで, 本章では, 第 2 章で天敵ナミヒメハナカメムシの誘引に効果的であることが判明した紫色光を, 第 3 章で決定した点灯時間に照射し, 露地栽培圃場で実際に土着のナミヒメハナカメムシを栽培作物へ誘引できるのか否かを明らかにするために実証試験を行った.

材料および方法

供試虫

本試験では、累代飼育した個体は一切使用せず、野外に生息していた個体を供試虫として用いた。

栽培植物

栽培作物には、ナス (*Solanum melongena* L. cv. 千両貳号) を使用した。ナスの苗木は、幼苗期の間は温室内で管理し、高さが 30 cm 以上になったものを試験圃場に定植した。試験圃場内に生息するナミヒメハナカメムシの密度を上昇させるために、天敵温存植物としてゴマ (*Sesamum indicum*)、ソバ (*Fagopyrum esculentum*)、オクラ (*Abelmoschus esculentus*)、マリーゴールド (*Tagetes patula*)、ブルーサルビア (*Salvia farinacea*)、スカエボラ (*Scaevola aemula*) を定植した (安部, 2016; 三木, 2017)。試験圃場に定植した植物への灌水は、自然の降雨で賄った。各定植日などの詳細は、Table 4.1 に示す。

LED

本試験では、405 nm (紫色光) にピーク波長を持つ長さ 3 m のロープ状 LED (SHIGRAY Inc., Japan) を使用した。LED の光子束密度は、光源から 30 cm の距離で $0.821 \mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ であった。LED ロープは、ナスの全体を照らすために地面から高さ 1.4 m の地点のナスの頭上に設置し、第 3 章の結果を参考に 17:00

から 20:00 までの 3 時間点灯した (Figure 4.1).

圃場試験

本試験は、農業・食品産業技術総合研究機構（茨城県つくば市）内の試験圃場で行った。試験圃場を 6 つの試験区（6.4×3.8 m）に分け、LED を点灯する“照射区”と LED を点灯しない“非照射区”を 3 区画ずつ設けた (Figure 4.2-A)。隣接する試験区画同士の干渉を妨げるために、各区画の間にソルガム (*Sorghum bicolor*) による幅 3 m・高さ 2 m 以上のフェンスを作り、照射区及び非照射区を 3 反復ずつとして扱った。各区画には、栽培作物として 12 株のナスを定植し、区画周囲に上記の天敵温存植物を均一になるように配置した (Figure 4.2-B)。これらの区画内で、ナスの葉上に発生したナミヒメハナカメムシとアザミウマの数を調査した。試験は、以下の異なる条件で 3 回行った。

第 1 回圃場試験

本試験は、2015 年 6 月 29 日から 7 月 30 日まで行った。照射区では、全てのナスが LED で照らされているように、12 株のナスの先端から 20cm 以上の高さに LED を設置した。また、本試験では、天敵温存植物としてソバ、ゴマ、オクラ、マリーゴールド、ブルーサルビアを使用した。

第 2 回圃場試験

本試験は、第 1 回目で使用した試験圃場を引き続き使用し、2015 年 8 月 4 日から 10 月 9 日まで行った。LED の条件および天敵温存植物は、第 1 回目の試験と同様である。ナスは、実際に農家で行われる栽培方法に従い、本試験を開始す

るより前に切戻しを行った。

第 3 回圃場試験

本試験は、第 1 回および第 2 回目で使用した試験区とは異なる試験区で、2015 年 8 月 19 日から 10 月 10 日まで行った。照射区では、実用化を考慮し電力消費を軽減するために、使用する LED の数を 3 分の 1 に減らした。天敵温存植物は、ソバ、ゴマ、オクラ、マリーゴールド、ブルーサルビア、スカエボラを使用した。また、本試験では、葉上の虫を捕獲すると同時に、捕獲したナミヒメハナカメムシの齢構成も調査した。

昆虫生息密度の調査

本試験では、観察者による誤差を排除するために、10 cm×10 cm の紙の片面にスプレーのり（3M Japan Limited, Japan）を散布した粘着紙を用いてナスの葉上にいる虫の種類と密度を調べた。ランダムに選択したナスの葉を粘着紙の粘着面で挟み込み、葉の両面にいる虫を捕獲した。この調査を、各試験区で 10 回ずつ行った。また、本測定は、試験圃場内の昆虫密度への影響を最小限に抑えるために、2~3 日の間隔を置いて行った。これらの調査は、ナミヒメハナカメムシの活動量が低い午前中 9 時半から 12 時までに行った（Figure 3.5 参照）。この調査により得られたナミヒメハナカメムシとアザミウマの数を照射及び非照射区で比較し、紫色光の有効性を評価した。

統計解析

統計検定は、統計分析フリーソフト R 3.2.3 (R Core Team, 2015) を用いて行った。各試験区のデータは、日毎の変動を排除するために、1 週間毎 (2~3 回分) に集計し、解析に使用した。照射区と非照射区における 1 週間の虫の捕獲数の統計的有意差は、Mann-Whitney の U 検定 (Wilcoxon's rank sum test) を用いて R 3.2.3 で解析した。

ナミヒメハナカメムシのアザミウマ捕食率

ナミヒメハナカメムシによるアザミウマの捕食率を確認するために、ゲノム PCR を用いてナミヒメハナカメムシの体内に残る餌生物の DNA を調査した。ミトコンドリア DNA が持つ 13 種のタンパク質コーディング領域の 1 つである Cytochrome c oxidase subunit 1 (COX-1) 遺伝子は、種毎に多様性が見られることため、幅広い昆虫種の種同定に利用されている。アザミウマでは、COX-1 遺伝子の配列だけでなくタンパク質コーディング領域の並び順も他の昆虫と大きく異なっていることから (Shao and Baker, 2003)、その違いを利用することで種特異的なプライマーの作成が可能となる。そこで、試験圃場で捕獲したナミヒメハナカメムシの全身を用いて Nested PCR を行い、16S Ribosomal DNA (rDNA) および Cytochrome c oxidase subunit 1 (COX-1) 遺伝子を含む 0.5 kb のアザミウマに特異的なミトコンドリア DNA を増幅した。1 回目の PCR (5'-ACATGATTTGAGTTAAGACCG-3', 5'-CATTATAGCGTAAATTATTCCT-3') および 2 回目の PCR (5'-GTGAGCCAGGTTGGTTTCTATC-3' , 5'-AACTGTTTCATCCTGTTTCCTGC-3') で使用したプライマーは、*Thrips imaginis*

Bagnall (AF335993), *F. occidentalis* (Pergande) (JN835456), ヒラズハナアザミウマ *F. intonsa* (Trybom) (JQ917403) などの数種類のアザミウマの相同配列を基に設計した。粘着紙で捕獲したナミヒメハナカメムシの全身から DNeasy Blood Tissue Kit により鑄型 DNA を抽出し、100 μ L の滅菌蒸留水に溶かした Tks Gflex DNA ポリメラーゼを用いて PCR を行い、PCR の産物を滅菌した Milli-Q で 20 倍に希釈し 2 回目の PCR に使用する鑄型とした。Muraji and Nakahara (2001) にもとづき、2 回目の PCR によるバンドを電気泳動ゲルから抽出し、新たなプライマー (5'-AACTGTTTCATCCTGTTTCCTGC-3') を用いて塩基配列を決定した。同時に、捕獲したアザミウマの PCR 産物の配列も明らかにすることで、捕食されたアザミウマの種類も明らかにした。

ナミヒメハナカメムシによるアザミウマ DNA の消化時間

試験圃場でナミヒメハナカメムシがアザミウマにかけた捕食圧を明らかにするために、アザミウマの DNA が消化されるまでの時間を調査した。ナミヒメハナカメムシが餌昆虫を捕食してから消化するまでの時間を明らかにするべく、累代飼育をしているナミヒメハナカメムシ成虫 1 頭に対しミカンキイロアザミウマ成虫 1 頭を与え捕食行動を観察した。捕食終了から 1, 6, 12, 24, 48 時間後に -30°C のフリーザーで冷凍し、DNeasy Blood Tissue Kit (QIAGEN Inc., Valencia, California, USA) により鑄型 DNA を抽出することで捕食後の経過時間が異なるサンプルを作製した。また、コントロールには、アザミウマを捕食していないナミヒメハナカメムシから抽出した DNA を用いた。これらの DNA 抽出液と Tks Gflex DNA ポリメラーゼ (Takara Bio Inc., Japan), アザミウマ DNA に特異的なプライマーを用いて PCR を行い、ナミヒメハナカメムシ腸内の残存 DNA を検

出することで捕食から消化までの時間を調査した. プライマーは, データベース上のミカンキイロアザミウマの遺伝子配列 (JN835456) を基に, ミトコンドリア DNA のタンパク質コーディング領域 COX-1 遺伝子の 0.35 kb を増幅する 5'-GCTATTTTCGCAGGAACAGTAC-3'および5'-CAGTGTTTCCTTAGTTGGTGCTG-3'を作製した.

Table 4.1. Schedule of manipulations performed in the eggplant fields.

Day (2015)		Trial 1 & 2	Trial 3
Apr	30	Eggplants were planted.	
May	8	Sorghum was seeded.	
	13~21	Insectary plants were planted.	
Jun	26	LED set up and lighting started.	
	29	Trial 1 started.	
Jul	14		Sorghum was seeded.
	22		Eggplants were planted.
	24~28		Insectary plants were planted.
	30	Trial 1 ended. All eggplants were pruned.	
Aug	4	Trial 2 started.	
	6		Scaevola was planted.
	19		Trial 3 started.
	26		LED set up and lighting started.
Oct	9	Trial 2 ended.	
	10		Trial 3 ended.

Prior to the experiment, a soil survey was performed and fertilizer was provided as magnesia lime, fused magnesium phosphate, compound fertilizers, and fowl droppings to equalize the status of all soils. Chemical pesticides were not applied. Eggplant field was surrounded by a mulberry field.

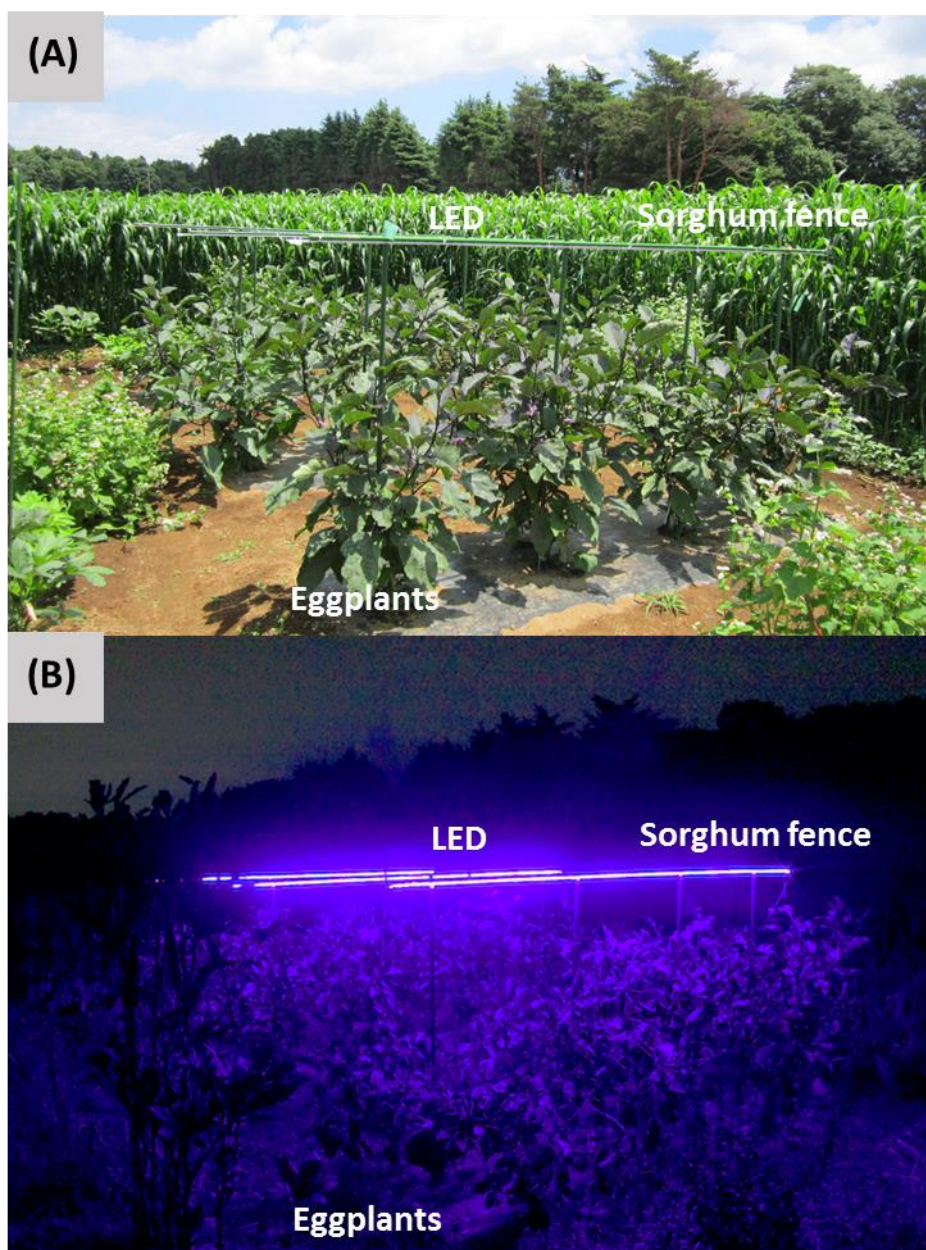


Figure 4.1. Photographs of experimental plots.

(A) Daytime view of eggplant field; (B) Nighttime view of eggplant field with LED illumination. Photon flux density was $0.821 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 30 cm from the light source. Lighting time was from 17:00 to 20:00, when *O. sauteri* activity was high (Chapter. 3).

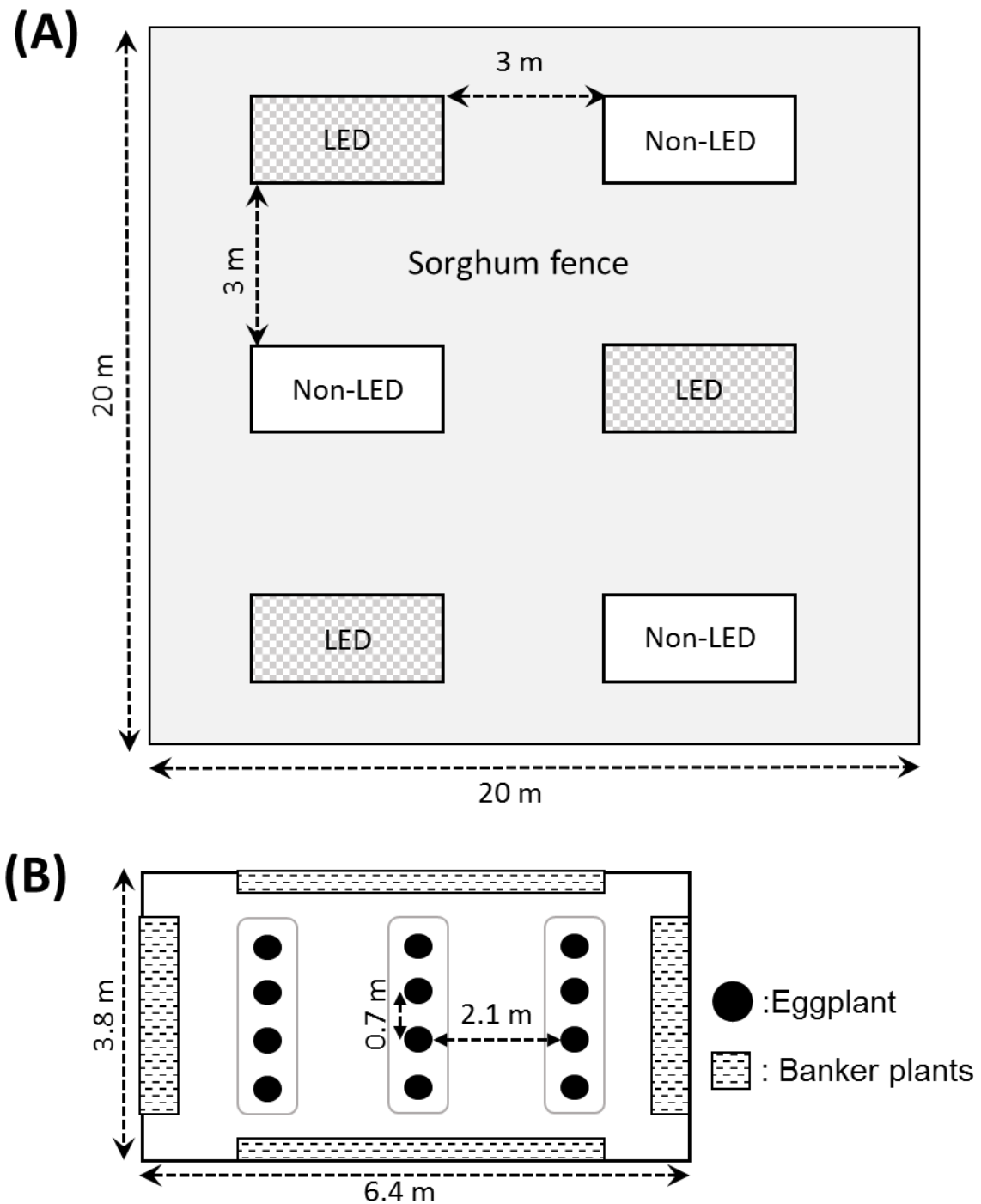


Figure 4.2. Plot design and locations of experimental plots in the eggplant field.

(A) Experimental field had six plots (plots) including three illuminated plots and three non-illuminated plots. Sorghum fence approximately 3 m in width planted to separate each experimental plot and minimize inter-plot interference. (B) Three rows of eggplants per plot. Four eggplant trees were planted in a row. Banker plants planted surrounding eggplant rows. Space between eggplants was 0.7 m in the row, and one plot consisted of three rows 2.1 m apart.

結果

第 1 回圃場試験

試験期間中に捕獲されたナミヒメハナカメムシとアザミウマの総数は、照射区ではそれぞれ 57 匹と 74 匹であり、非照射区では 20 匹と 183 匹であった。照射区のナミヒメハナカメムシの数は、非照射区の 2.9 倍であり、アザミウマは非照射の 40% であった。ナミヒメハナカメムシとアザミウマの 1 週間の平均捕獲数を Figure 4.3 に示す。照射区でのナミヒメハナカメムシとアザミウマの平均捕獲数は、それぞれ 4.33 ± 0.43 匹および 6.00 ± 1.21 匹（平均 \pm SE, $n = 12$ ）であった（Figure 4.3-A）。一方で非照射区では、それぞれ 1.58 ± 0.49 匹および 13.67 ± 2.23 匹（ $n = 12$ ）であり、照射区の方がナミヒメハナカメムシは多く（ $p < 0.01$, U 検定）、アザミウマは少なかった（U 検定, $p < 0.05$ ）。

次に、試験期間中のナミヒメハナカメムシとアザミウマの密度変動を Figure 4.4-A に示す。LED の点灯開始から 3 日後に捕獲されたナミヒメハナカメムシの数は、照射区で 5 匹、非照射区で 1 匹であった。一方で、アザミウマの数は、照射区で 2 匹、非照射区で 19 匹であった。ナミヒメハナカメムシの密度の減少は、アザミウマの密度の上昇と同調しており、両区画とも 7 月 9 日に一度ナミヒメハナカメムシの密度が落ち、アザミウマが増加していた。それ以降は、徐々にナミヒメハナカメムシが増加していった。照射区では、試験終了まで非照射区の 2 倍以上のナミヒメハナカメムシの密度が維持されていた。一方で、アザミウマの発生は、非照射区の 50% 以下に抑えられていた。7 月 7 日には、7 月 5 日から 7 月 6 日にかけて降った最大 1 時間当たり 2.0 mm 以上の雨によるナミヒメハナカメムシとアザミウマの一時的な密度低下が観察された（Figure 4.4-A, 下図）。7 月 28 日以降は、高温と乾燥により、ナミヒメハナカメムシとアザミウマの密度が

大幅に減少した。

松崎・市川（1985）では、アザミウマの最大頭数がナスの葉 1 枚（400cm²）あたり 0.73 匹になることでナスの収量が 10%減少することが報告されており、これがナスの経済的被害許容水準（Economic Injury Level : EIL）とされている。本研究では、7 月中に発生したアザミウマの平均頭数は、非照射で 1.82 匹、照射区で 0.8 匹が確認されている。照射区では、アザミウマの密度の減少が確認されたが、両区ともにアザミウマの密度は経済的被害許容水準より明らかに高かった。

第 2 回圃場試験

試験期間中に捕獲されたナミヒメハナカメムシとアザミウマの総数は、照射区で 21 匹と 53 匹、非照射区で 10 匹と 118 匹であった。照射区のナミヒメハナカメムシの数は、非照射区の 2.1 倍であり、アザミウマは非照射の 50%以下であった。ナミヒメハナカメムシとアザミウマの 1 週間の平均捕獲数を Figure 4.3 に示す。照射区のナミヒメハナカメムシとアザミウマの平均捕獲数は、それぞれ 1.50 ± 0.22 匹および 3.50 ± 1.19 （平均 \pm SE, $n = 12$ ）匹であった（Figure 4.3-B）。一方で非照射区では、それぞれ 0.75 ± 0.24 匹および 7.42 ± 1.62 （ $n = 12$ ）匹であった。ナミヒメハナカメムシは、数値上は照射区の方が多かったが、統計解析上では有意差は出なかった（N.S., U 検定）。アザミウマは、第 1 回目と同じように照射区の方が著しく少なかった（ $p < 0.05$, U 検定）。

次に、試験期間中のナミヒメハナカメムシとアザミウマの密度変動を Figure 4.5 に示す。8 月 4 日から 13 日にかけて、乾燥と高温により両区で昆虫がほとんど確認できない状態が続いた。最初の調査では、両区ともナミヒメハナカメムシが 1 匹しか捕獲できていなかった。非照射区では、8 月 6 日から 8 月 24 日の間

はナミヒメハナカメムシを捕獲することが出来なかったが、照射区では 8 月 11 日からナミヒメハナカメムシを捕獲できるようになった。一方で、アザミウマは、両区ともに 8 月 6 日から捕獲することが出来た。照射区では、アザミウマの密度は、9 月 30 日まで非照射区より低く維持された。9 月 11 日付近のアザミウマの密度は、9 月 6 日から 10 日にかけて降った最大 1 時間当たり 10.0 mm 以上の雨により大きく低下した。一方で、ナミヒメハナカメムシは、平均温度が 20℃未満になると捕獲することができなくなった (Figure 4.5, 下図)。

8 月中のアザミウマ密度の経済的被害許容水準は、非照明で 1.12 匹、照射区で 0.60 匹となった。非照射区のアザミウマの発生密度は経済的被害許容水準を超えていたが、照射区は経済的被害許容水準内に抑えることができた。一方で 9 月中の経済的被害許容水準は、非照射で 0.40 匹、照射区で 0.12 匹となり、両区ともに経済的被害許容水準内であった。

第 3 回圃場試験

試験期間中、照射区で捕獲されたナミヒメハナカメムシとアザミウマの総数は、それぞれ 47 匹と 16 匹であったが、非照射区では 21 匹と 43 匹であった。照射区のナミヒメハナカメムシの総数は、非照射区の 2.7 倍であった。一方で、アザミウマの数は、非照射区の 40%以下であった。LED 点灯後のナミヒメハナカメムシとアザミウマの平均捕獲数を Figure 4.5 に示す。照射区で捕獲されたナミヒメハナカメムシとアザミウマの平均捕獲数は、それぞれ 2.75 ± 0.79 匹および 0.67 ± 0.32 匹 (平均 \pm SE, $n = 12$) であった。一方で、非照射区では、 0.92 ± 0.40 匹と 2.33 ± 0.46 匹 ($n = 12$) であり、照射区の方がナミヒメハナカメムシ (p

<0.05,) は多く, アザミウマ ($p < 0.01$) は少なかった. この結果から, LED の本数を 3 分の 1 に減らしても天敵を誘引する効果があることが判明した.

次に, 試験期間中のナミヒメハナカメムシとアザミウマの密度変動を Figure 4.6 に示す. LED 点灯開始から 3 日後, 照射および非照射区では, ナミヒメハナカメムシの数はそれぞれ 9 匹と 2 匹であった. 一方でアザミウマの数は, それぞれ 1 匹と 9 匹であり, 今までの調査と同様に点灯開始から 3 日後には紫色光の効果が発揮されていることを確認した. 9 月 15 日と 24 日を除いて, 照射区におけるナミヒメハナカメムシの密度は, 10 月 3 日まで非照射区よりも高かった. しかし, 2 回目の実験と同様にナミヒメハナカメムシとアザミウマの密度は気温の低下に影響を受けており, 平均気温が 20°C を下回る時はナミヒメハナカメムシが捕獲できなくなった. 照射区のアザミウマの密度は, 豪雨により 9 月 6 日に一時的に非照射区よりも増加した (Figure 4.6, 下図). その日を除いて, アザミウマの密度は, 9 月 24 日まで非照射区より低い状態が維持されていた. 9 月中のアザミウマ密度は, 非照射区で 0.27 匹, 照射区で 0.11 匹となり, 経済的被害許容水準よりも低かった.

また, 本試験期間中に捕獲したナミヒメハナカメムシの齢構成を調査したところ, 照射区では成虫が 26 匹, 幼虫が 21 匹であった. 一方で, 非照射区では, 成虫が 10 匹, 幼虫が 11 匹であった. LED 点灯後に捕獲された成虫と幼虫の比率は, 両区とも類似していることから, 紫色光はナミヒメハナカメムシの齢構成に影響を与えることはないことが判明した (Figure 4.7).

ナミヒメハナカメムシのアザミウマ捕食率

PCR で調査した 14 匹のナミヒメハナカメムシのうち, 8 匹の個体 (57%) か

らアザミウマの DNA バンドが検出された (Figure 4.9). このことから, 栽培作物上に発生していたナミヒメハナカメムシがアザミウマを捕食していたことが明らかになった. また, 捕食されたアザミウマの多くは, チャノキイロアザミウマやミカンキイロアザミウマ, ダイズアザミウマ *Mycterothrips glycines* (Okamoto) (Thysanoptera: Thripidae) であった.

ナミヒメハナカメムシによるアザミウマ DNA の消化時間

アザミウマの DNA は, ナミヒメハナカメムシによる捕食から最大 24 時間後まで確認された (Figure 4.10). 各経過時間における捕食されたアザミウマ DNA の検出率を Figure 4.11 に示す. コントロールとして用いたアザミウマを捕食していないナミヒメハナカメムシからは, DNA は検出されなかった. アザミウマを捕食してから 1 時間後および 6 時間後の個体では, いずれも全個体 (n=5; n=8) でバンドが確認された. 捕食から 12 時間が経過した個体では, 78% (n=9) が検出され, 24 時間後の 33% (n=9) の個体でアザミウマの DNA が確認された. 一方で, 捕食から 48 時間経過した個体では, アザミウマの DNA はまったく検出されなかった (n=9). このことから, ナミヒメハナカメムシにより捕食されたアザミウマの DNA は, 12 時間後から消化が開始され, 24 時間後には完全に消化されることが明らかになった. したがって, 実際に栽培作物上で発生したナミヒメハナカメムシの捕食率は 57% よりも高いと考えられる (考察参照).

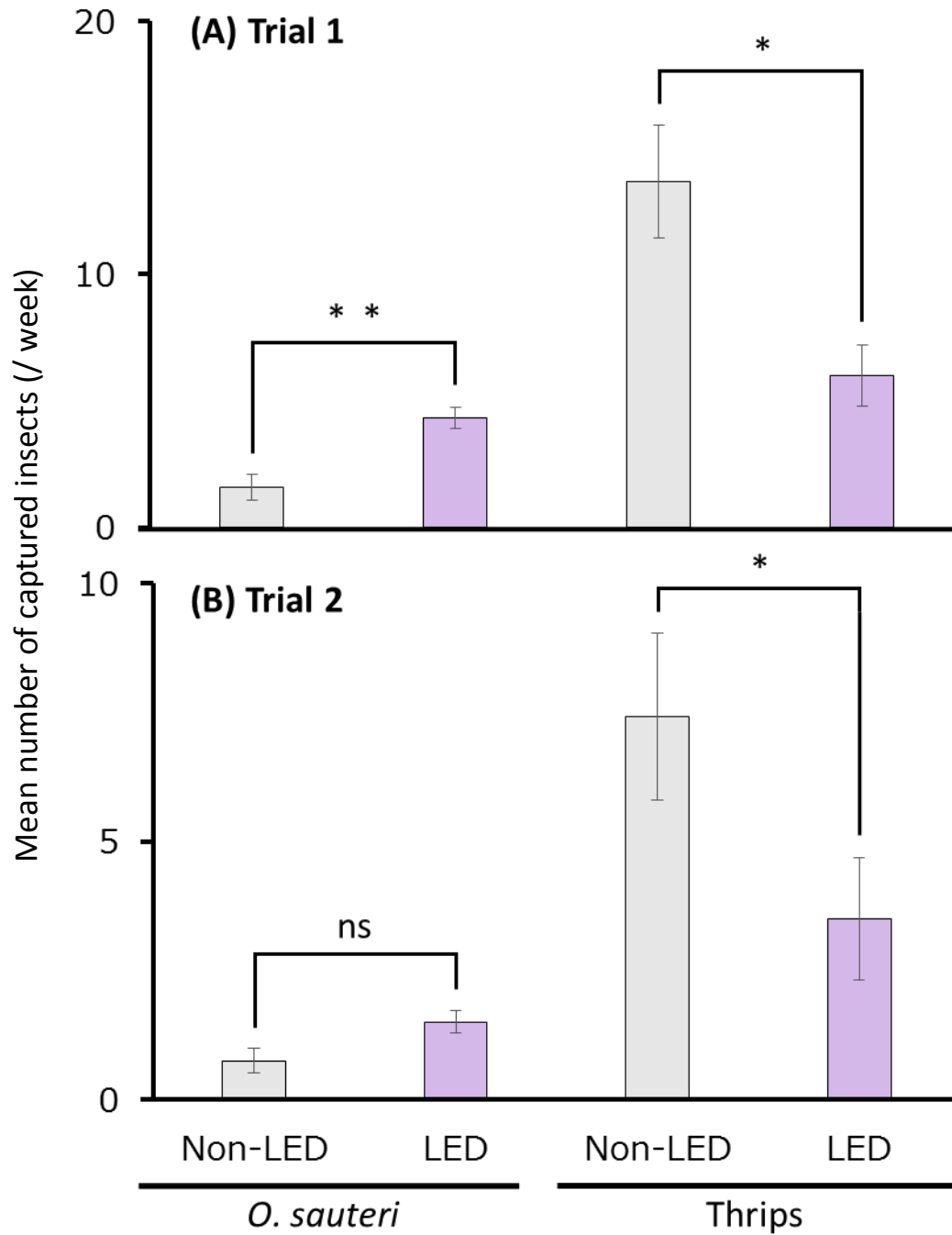


Figure 4.3. Densities of *Orius sauteri* and thrips in plots with and without LED. Mean numbers of *O. sauteri* and thrips captured per week in Trial 1 (A) and Trial 2 (B). Vertical bars indicate standard error (A, n = 12; B, n = 12). Statistical analysis was by the Mann-Whitney U-test. * and ** indicate statistical significance at $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

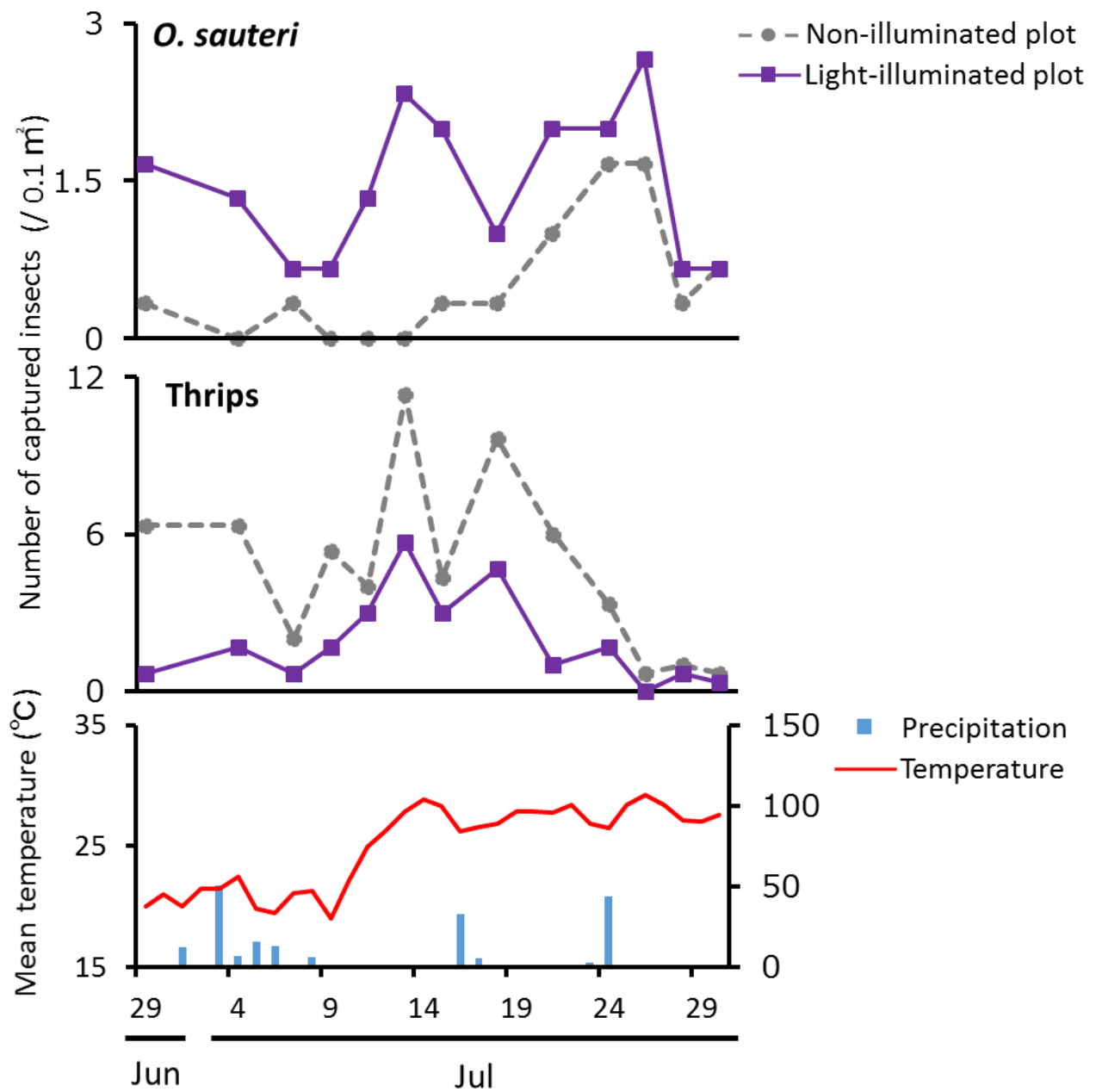


Figure 4.4. Population trends for *Orius sauteri* and thrips in Trial 1.

Total number of *O. sauteri* (upper panel) and thrips (middle panel) captured in Trial 1. Mean temperature and precipitation in Tsukuba City during the experimental period (lower panel).

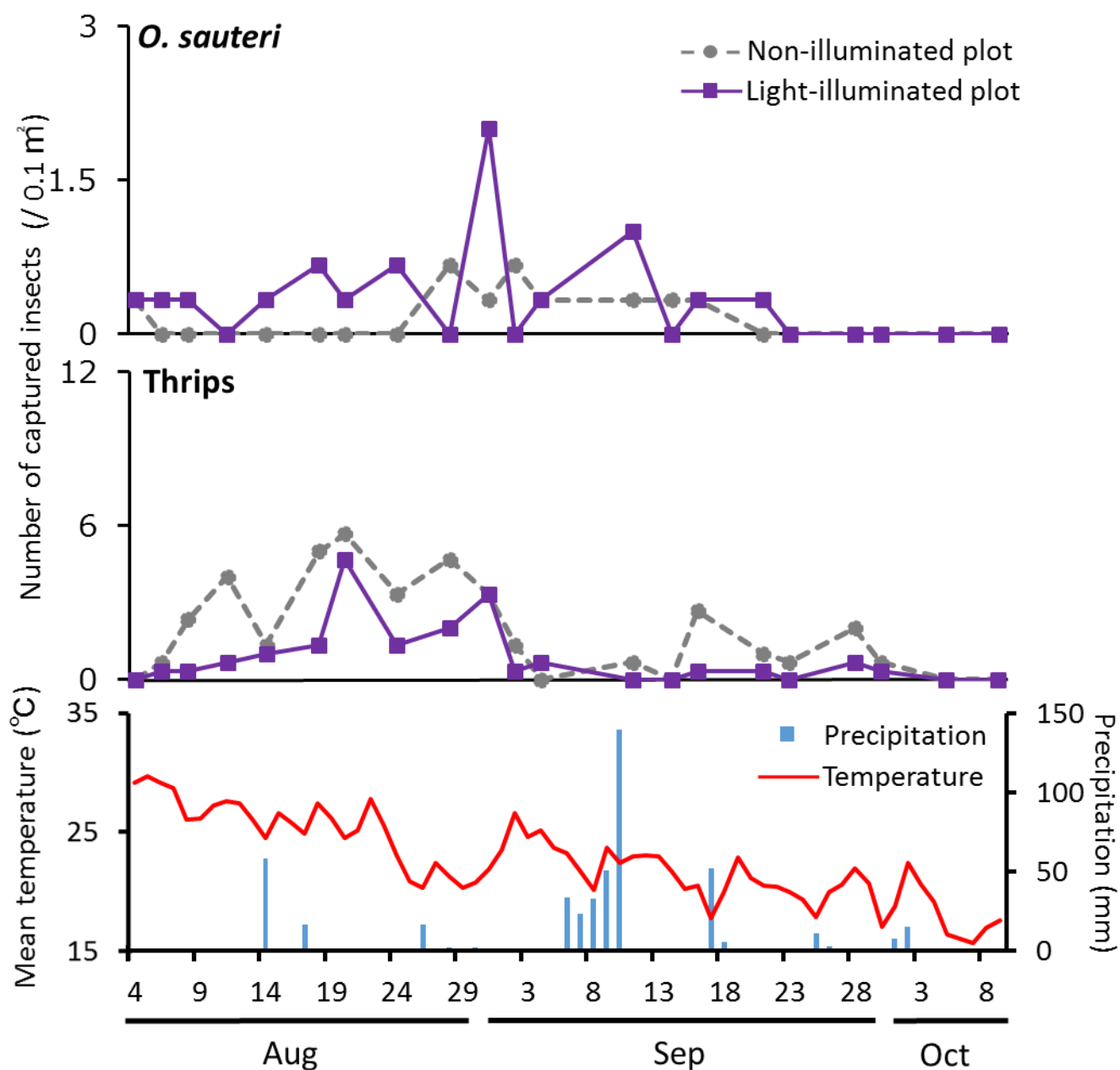


Figure 4.5. Population trends for *Orius sauteri* and thrips in Trial 2.

Total number of *O. sauteri* (upper panel) and thrips (middle panel) captured in Trial 2 (B). Mean temperature and precipitation in Tsukuba City during the experimental period (lower panel).

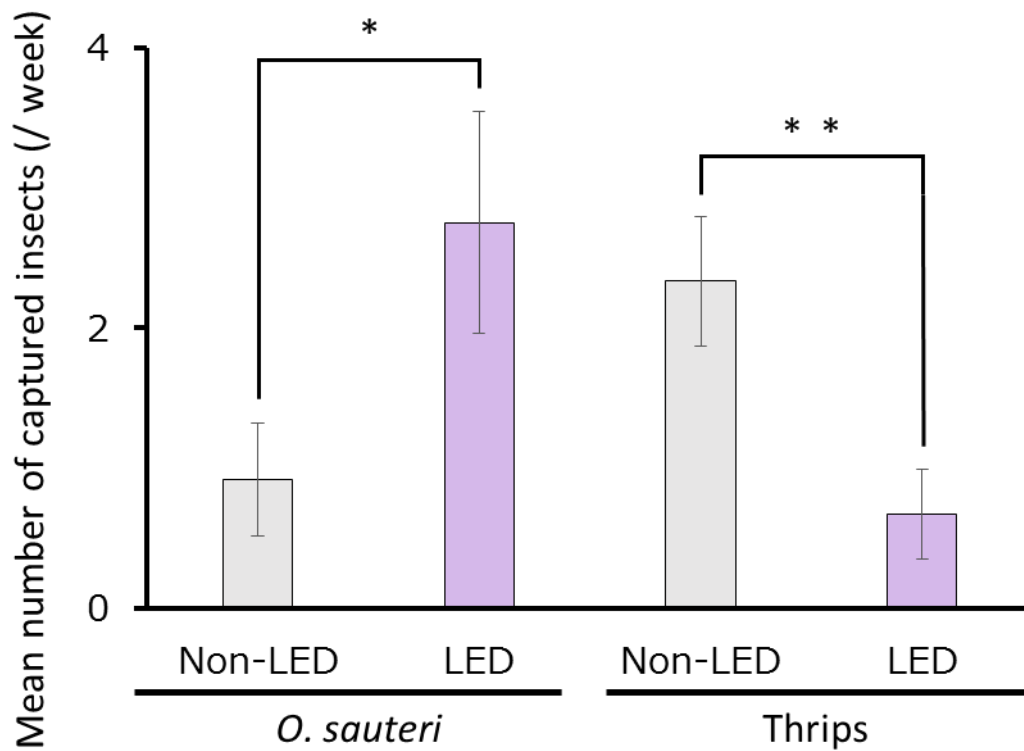


Figure 4.6. Densities of *Orius sauteri* and thrips in plots with and without LED. Mean numbers of *O. sauteri* and thrips captured per week after turning on the LED light source in Trial 3. Vertical bars indicate standard error (n = 12). Statistical analysis was by the Mann-Whitney U-test. * and ** indicate statistical significance at $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

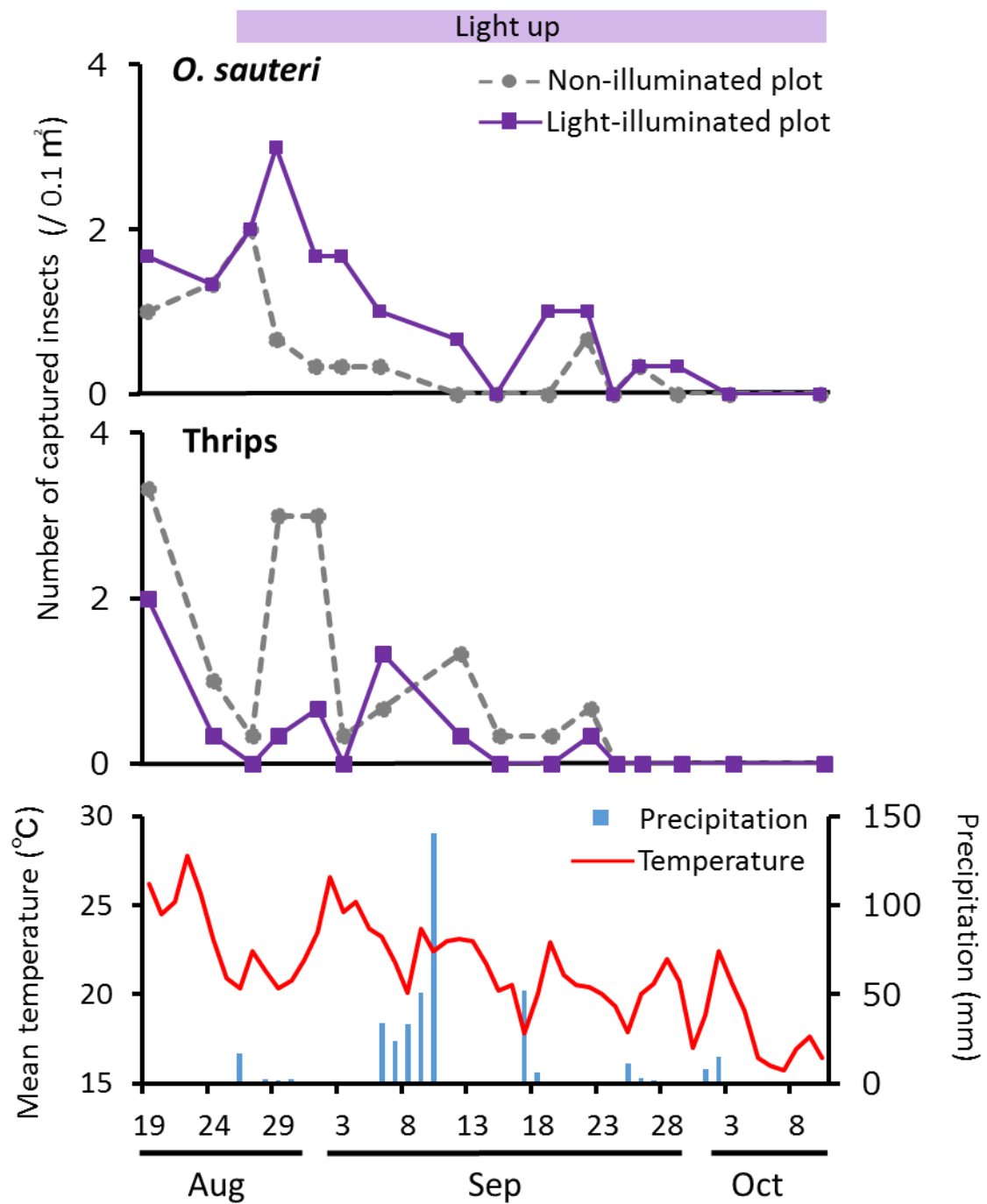


Figure 4.7. Population trends for *Orius sauteri* and thrips in Trial 3.

Total number of *O. sauteri* (upper panel) and thrips (middle panel) captured in Trial 3. Mean temperature and precipitation in Tsukuba City during the experimental period (lower panel). LED light was turned on from August 26.

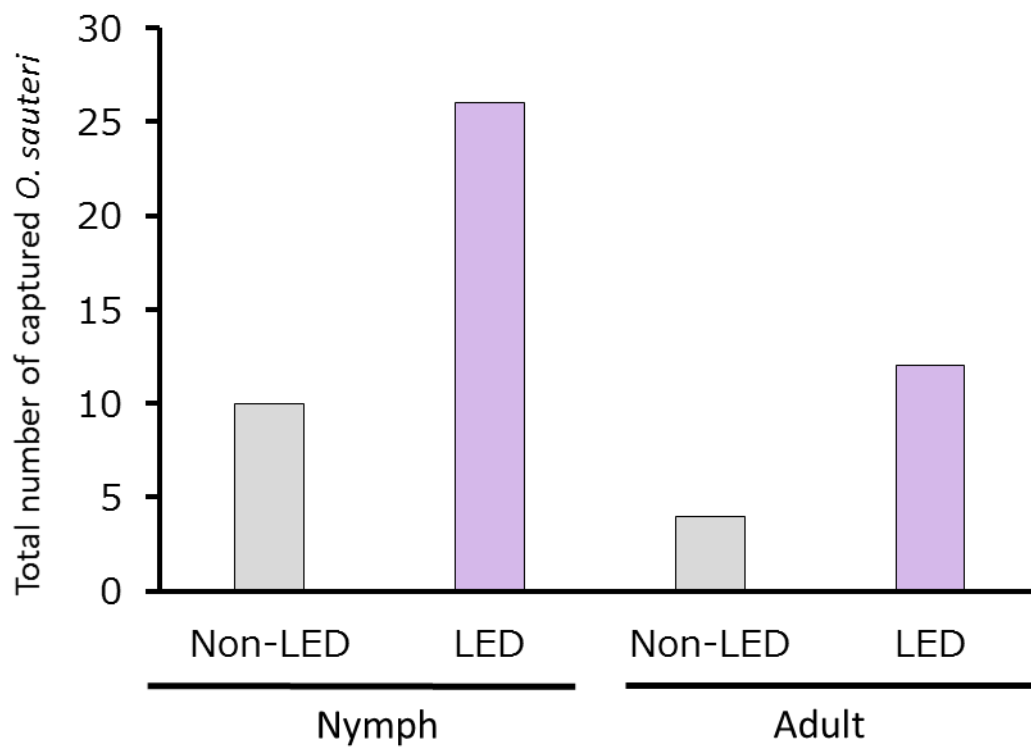


Figure 4.8. Total numbers of *Orius sauteri* nymphs and adults captured after turning on LED light in Trial 3.

Comparison between illuminated plots (LED) and non-illuminated plots (Non-LED).

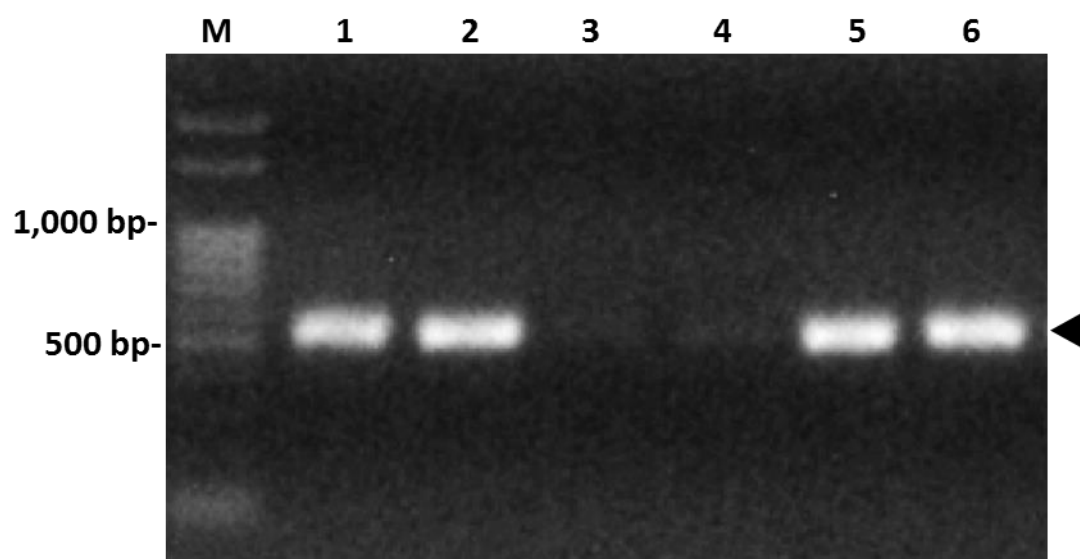


Figure 4.9. Detection of undigested thrip DNA from the predator body.

A 0.5 kb-long, thrip-specific mitochondrial DNA fragment was amplified from *Orius sauteri* whole body extracts. M: 100-bp ladder DNA size maker; lanes 1–5: PCR products amplified from *O. sauteri* individuals; lane 6: positive control PCR product amplified from thrips. Arrowhead indicates the size of thrip-specific DNA.

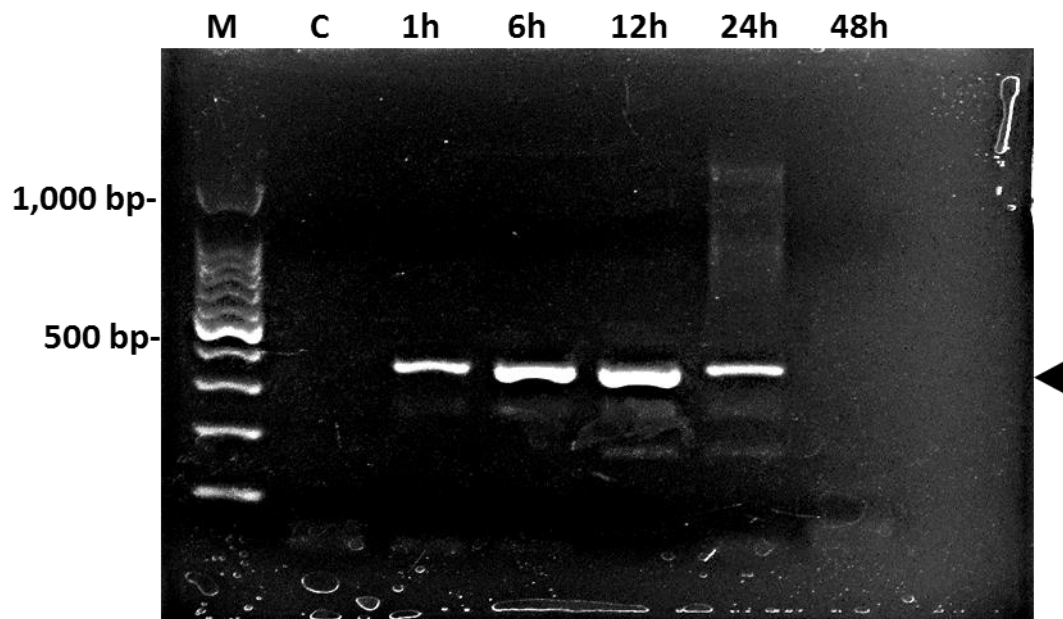


Figure 4.10. Digestion time of thrip DNA from the predator body.

A 0.35 kb-long, thrip-specific mitochondrial DNA fragment was amplified from *Orius sauteri* whole body extracts. M: 100-bp ladder DNA size maker; C: control PCR product amplified from *O. sauteri* died by starvation (non-predation); 1h–48h: PCR products amplified from *O. sauteri* individuals which is after a lapse of a predetermined time from predation. Arrowhead indicates the size of thrip-specific DNA.

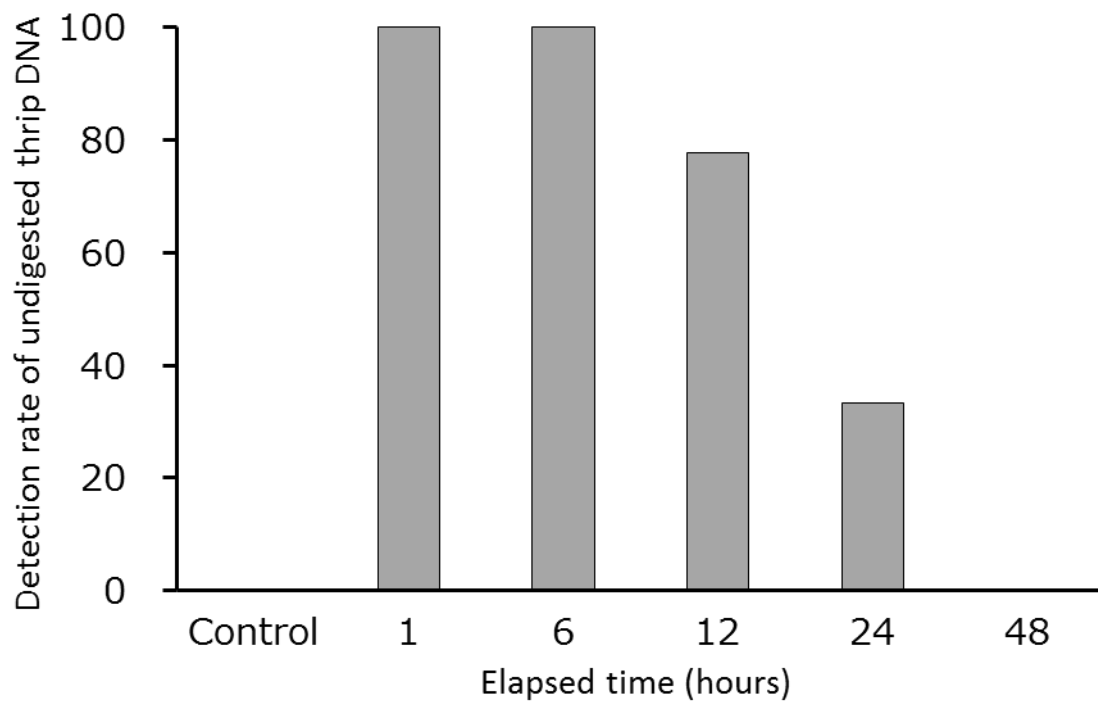


Figure 4.11. Detection rate of thrip DNA at each time.

Thrip-specific mitochondrial DNA fragment was amplified from *Orius sauteri* whole body extracts. Control showed non-predation individual.

考察

3 回の圃場試験のいずれの条件下においても、天敵ナミヒメハナカメムシの密度は照射区の方が高かった (Ogino et al., 2016). 一方で、害虫アザミウマの密度は照射区の方が低く、長期間抑制されていた. このアザミウマの密度低下の原因は、ナミヒメハナカメムシの体内からアザミウマの DNA が発見されていることから、紫色光に誘引されたナミヒメハナカメムシの捕食であると考えられる. 本章では、57 %のナミヒメハナカメムシからしかアザミウマの DNA が検出されていないが、この結果はサンプリングを行った時間帯が影響している. ナミヒメハナカメムシの活動は、日没とともに低下することから (第 3 章参照)、実験を行った 9 月の日没時刻である 18 時頃に捕食活動を止めるとすると、サンプリングを行う時点で捕食から 16 時間以上経過していることが推測される. ナミヒメハナカメムシの体内に残留するアザミウマの DNA は、捕食から 12 時間後に消化され、その検出率は 24 時間後の時点で約 30 %に低下している. そのため、捕食から 16 時間後には、アザミウマの DNA の消化が進み検出率は約 60 %になると考えられる. したがって、ナス上で実際にアザミウマを捕食していたナミヒメハナカメムシの個体数は、本章で検出された個体数より多かったと推測される. 照射区では、ナミヒメハナカメムシの密度が増加したことから、アザミウマに対する捕食圧が上昇し、密度抑制に大きく貢献したことは明らかである. これらのことから、紫色光は露地栽培圃場でもナミヒメハナカメムシを誘引すると同時に、アザミウマの発生を抑制することが出来ることが判明した.

本研究の結果から、紫色光が害虫管理に以下の 2 つの利点をもたらすことが明らかになった. 1 つ目は、早い段階でナミヒメハナカメムシ成虫を栽培作物へ誘引する“即効性”である. 第 1 回目の照射区では、LED の点灯開始から 3 日後には、ナミヒメハナカメムシが非照射区の 5 倍に達していた. 第 2 回目の試

験では、気温の上昇により昆虫密度が低下する夏枯れにより両区共にナミヒメハナカメムシの密度が減少したが、照射区の方が早く密度を回復させている。第3回目の照射区では、第1回目と同様にLEDの点灯開始から3日後にはナミヒメハナカメムシの密度が非照射区の4.5倍になっていた。これらの結果は、ナミヒメハナカメムシの成虫がLEDの点灯と共に天敵温存植物から栽培作物へ素早く移動したことを示している。作物への天敵の移動能力と効率、害虫の発生と天敵による抑制のタイムラグを短縮するために重要であると考えられている (Kean et al., 2003)。このことから、本研究で明らかにされた即効性は、天敵を栽培作物に素早く誘引することで、害虫の初期発生を抑えることから、後の害虫の大発生を防ぐことに大きく貢献すると推測される。

2つ目の利点は、ナミヒメハナカメムシの成虫の維持と産卵による増殖がもたらす“持続性”である。第3回目の照射区には、非照射区の2.6倍ものナミヒメハナカメムシの幼虫が確認された。このことは、紫色光に誘引されたナミヒメハナカメムシの成虫が栽培作物であるナス上で卵を産んでいたことを示す。また、害虫であるアザミウマの密度の減少は、試験期間中を通して非照射区の半分以下であったことから、孵化した幼虫がアザミウマ等を捕食して生育していると考えられる。過去に、5齢早期のナミヒメハナカメムシの幼虫は、成虫よりも多くのアザミウマを摂食する事が報告されている (Nagai and Yano, 2000)。照射区と非照射区ではナミヒメハナカメムシの齢構成の比率は類似していたが、幼虫自体の密度は照射区の方が多かった。このことから、試験後半のアザミウマの密度低下は、アザミウマの消費量が多いナミヒメハナカメムシの幼虫の増加が関わっていると考えられる。作物上での、ナミヒメハナカメムシの産卵とそれによる世代交代は、長期間の生物的防除を可能とする持続性に繋がることが予想される。

また、密度変動と気象データの照合から、ナミヒメハナカメムシの密度は、気象条件に大きく依存してことが分かった。本研究で確認できた要因は2つあり、1つは“降雨”である。7月28日以降の梅雨の明けた乾燥が激しい期間では、照射区と非照射区の両区でナミヒメハナカメムシの極端な減少が確認できた。このことから、ナミヒメハナカメムシの生息密度は、降雨量に強い影響を受けることが分かった。2つ目は、“温度”である。ナミヒメハナカメムシの生息密度は、温度の低下に伴い低下しており、平均気温が20℃以下になったとき栽培作物の葉上ではナミヒメハナカメムシの姿が確認できなくなった。したがってこれらの期間は、土着のナミヒメハナカメムシの生息密度が低いため、紫色光による誘引効果を発揮することは難しいと考える。湿度や温度がヒメハナカメムシの活動に大きな影響を及ぼすことは過去に報告されており、*O. insidiosus* (Say)では湿度や温度の低下により活動が抑制されている (Zhang and Shipp, 1998)。ナミヒメハナカメムシは、屋外では雌成虫は4月から、雄成虫は5月から発生することが報告されている (柿元ら, 2002; 2006)。これらのことから、ナミヒメハナカメムシによる害虫防除の効率を考えると、紫色光の点灯は、平均気温が20℃以上になり雄成虫と雌成虫が発生する5月中旬以降から、乾燥が激しくなる7月中旬までに行うことが最適ではないかと考えられる。

第5章 施設での実証試験

タバコカスミカメは、ヨーロッパやアジアなど世界的に広く生息分布しており（Sánchez et al., 2003; Xun et al., 2016）、コナジラミやアザミウマ、ダニなど幅広い害虫種を捕食すると同時に、植物も摂食する雑食性昆虫であることが知られている（Sánchez and Lacasa, 2008; Calvo et al., 2009; Itou et al., 2013; Wei et al., 1998）。本種は、ヨーロッパにおいて生物的防除資材としての利用が進んでおり（Refki et al., 2016）、トマト栽培におけるトマトキバガ *Tuta absoluta*（Meyrick）（Lepidoptera: Gelechiidae）やタバココナジラミへの防除資材として使用されている（Urbaneja et al., 2009; Calvo et al., 2009）。我が国における生物的防除資材としての導入は、西日本を中心にトマトやピーマン、シシトウにて行われており、天敵温存植物との併用により高い防除効果が得られることが報告されている（古味, 2016; 中野ら, 2016）。しかし、本種は、導入してから明確な防除効果を得るまでに1ヶ月以上の期間が必要であることが問題となっている（Calvo et al., 2009）。この防除効果が発揮されるまでのタイムラグを埋めるために、栽培作物を定植する前の苗の段階で導入し、タバコカスミカメの定着を促す手法が行われている（Calvo et al., 2012）。また、タバコカスミカメの栽培作物への移動を促進する手法として、植食者誘導性植物揮発性物質（HIPVs）などに対する嗅覚反応の利用も検討されているが（Rim et al., 2015; 2017）、実証試験は行われていない。本章では、栽培作物への誘引・定着技術の開発を目的に、第2章にて明らかにしたタバコカスミカメの選好波長が、本天敵の移動分散を促進させる手法になりうるのかを評価した。

材料および方法

供試虫

本実験では，株式会社アグリ総研により茨城県南で採集され，累代飼育されたタバコカスミカメを使用した．アグリ総研での累代飼育には，本種の給水および産卵基質に効果が高い多肉植物であるアロマティカスが用いられた（手塚ら，unpublished data）．

栽培植物

栽培作物には，トマト（*Solanum melongena* L. cv.千両貳号）を使用した．また，タバコカスミカメの定着を促すために，天敵温存植物としてバーベナ（*Verbena* cv. Tapien），ゴマ（*Sesamum indicum*），クレオメ（*Cleome spinosa*），スカエボラ（*Scaevola aemula*）を使用した（安部，2016；中野，2017）．定植した植物への灌水は，試験圃場内に散水パイプ（エバーフローS型，Mitsubishi Chemical Agri Dream Co., Ltd., Japan）を設置し，灌水タイマー（自動水やり器 SAW-1, Fujiwara Sangyo Co., Ltd., Japan）を用いて朝と夕方に1回ずつ行った．

LED

本試験では，405 nm（紫色光）にピーク波長を持つ長さ5 mのロープ状LED（SHIGRAY Inc., Japan）を使用した．LEDロープは，栽培施設の最奥に設置し，地面から高さ1.6 mの地点に固定した（Figure 5.1, 5.2）．LEDの点灯時間は，タ

イマーを用いてタバコカスミカメが最も活発になる 17:00 から 20:00 までの 3 時間に設定した (Nakano, unpublished data). LED の発光面は, 入り口付近に定植した天敵温存植物の方角へ向け, 施設の奥から入口にかけて照射するように点灯した (Figure 5.1). LED の光子束密度は, 光源から 30 cm の距離で $0.797 \mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ であった.

試験設計

本試験は, 農業・食品産業技術総合研究機構の試験圃場内に位置するビニールハウス (10 × 5.4 m, 高さ 3.15 m) にて行った. 試験期間は, 10 月 17 日から 12 月 21 日とし, 一般的な茨城県のトマト栽培手法に則った. ビニールハウス内に, 大玉トマト (*Solanum lycopersicum* cv. 豊作祈願) 10 株を 0.6 m 間隔に定植した畝を 4 列作り, 天敵温存植物を入り口付近に定植した (Figure 5.2). このようなビニールハウスを 2 棟用意し, 1 つは紫色光 LED を照射する照射区とし, もう片方を照射しない対照区とした. 光の漏洩による区画同士の干渉を妨げるために, 各ビニールハウスの間に高さ 2 m 以上のソルガム (*Sorghum bicolor*) を定植し障壁とした. また, 本種は気温の低下により移動や捕食などの活動が著しく低下することから (Hughes et al., 2010; Madbouni et al., 2017), 両ビニールハウス内に石油ファンヒーター (New Blue Burner GH-C19NS, Corona Corporation, Japan) を設置し, ハウス内の気温がタバコカスミカメの活動量が下がる 15°C 以下にならないように加温した.

移動分散の測定

天敵温存植物へのタバコカスミカメの定着を促すために、天敵温存植物上に 200 頭のタバコカスミカメを撒いたあと、ネット（網目 1.0 mm）で囲むことで植物上からの逃亡を防いだ。この状態で 2 日間静置したあとネットを取り除き、LED ロープの電源を入れた。移動分散の調査は、タバコカスミカメの活動量が低い午前中の 9 時から 12 時の間に行った（Nakano, unpublished data）。調査対象は、天敵温存植物から 0.7, 2.8, 4.9, 7.0 m 離れたトマトとし、茎頂から 50 cm 以内に移動したタバコカスミカメの頭数を LED ロープの点灯開始から 5 日間測定した。試験は、積雪により 4 日で中断した試験 1 回分を含む合計 8 反復行った。

LED の光量測定

ビニールハウスの最奥に設置された LED ロープから天敵温存植物に向かって実際に照射されていた光量を明らかにするために、暗室内で光源から 5, 10, 15, 20 m の距離における光量を測定した。測定にて、分光器（HSU-100S, Asahi Spectra Co., Ltd., Japan）を用いた。また、LED 光量の距離による減少傾向を評価するために、通常の点光源における光量の減少を推算し比較した。点光源における光量は、LED 光源から 5 m の光量を起点とし、距離の逆 2 乗法則（ $= 5 \text{ m 光量} \div \text{距離}^2$ ）に則り 10, 15, 20 m の距離における光量を算出した。

統計解析

試験期間中にトマト上で確認されたタバコカスミカメの累積頭数（5 日分）を 1 回の試験で移動した頭数とし，統計検定に使用した．検定には，統計分析フリーソフト R 3.2.3（R Core Team, 2015）を用いて，照射区と対照区における各地点におけるタバコカスミカメの頭数を Welch の t 検定（Welch-Aspin Test）により解析した．

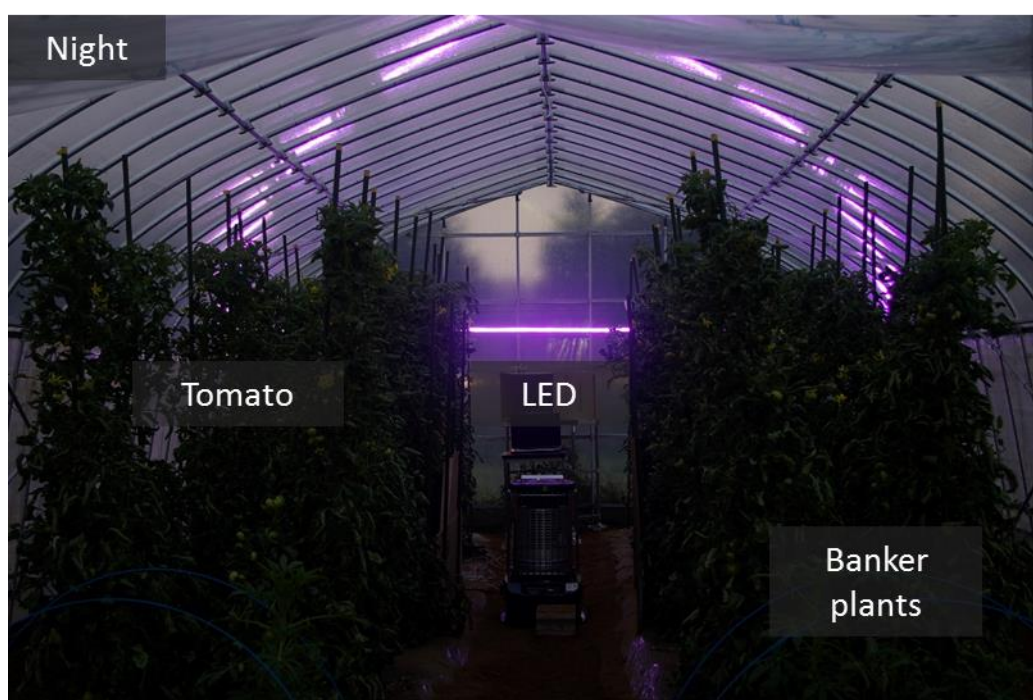


Figure 5.1. Photos of the greenhouse.

Daytime and nighttime views of tomato greenhouse with LED illumination. Light was switched on from 5 pm to 8 pm. Light-emitting surface was oriented toward the banker plants.

結果

移動分散

第2章にて確認された波長 405 nm の紫色光に対する強い選好性は、本実証試験でも確認され、照射区では試験期間中通して常に対照区よりもタバコカスミカメが多かった。調査対象である全てのトマトの茎頂部付近で確認されたタバコカスミカメの平均頭数を Figure 5.3 に示す。紫色光を点灯していない対照区で5日間に確認されたタバコカスミカメの平均頭数は、 4.25 ± 0.66 頭 ($n = 8$) であった。一方で、紫色光を点灯した照射区では、 14.63 ± 1.49 頭 ($n = 8$) が確認され、対照区よりも多くのタバコカスミカメが天敵温存植物から移動したことが分かった。また、照射区と対照区では、タバコカスミカメが天敵温存植物から移動した距離にも違いが見受けられた。天敵温存植物に最も近い 0.7 m の距離では、トマト上で確認されたタバコカスミカメの頭数に LED の有無による差は見られなかったが、2.8 m 離れたトマト上では有意な差が見られた (Figure 5.4)。対照区では、天敵温存植物から 4.9 m 以上離れたトマト上でタバコカスミカメの姿をほとんど確認することが出来なかった。しかし、紫色光を点灯した照射区では、タバコカスミカメを高い頻度で確認することができ、天敵温存植物から最も離れたトマト上にも移動していた。

LEDの光量測定

異なる距離における光量を Figure 5.5 に示す。LED から天敵温存植物までの約 10 m の距離における光量は、 7.95×10^{13} photons / m² / s であった。一方で点光源における光量は、距離の 2 乗に反比例する逆 2 乗の法則に則り減少することか

ら、同じ 10 m の距離ではおおよそ $3.80 \times 10^{13} \text{ photons / m}^2 / \text{s}$ だと推測された。しかし、LED 光源の場合、発光面から前面に対し光が照射される高い指向性を持つことから実際に測定した光量は、点光源における理論的な光量よりも高くなった。その結果、最も光源から離れた 20 m の位置における光量は、理論値よりも 2 倍以上高い $3.00 \times 10^{13} \text{ photons / m}^2 / \text{s}$ であった。

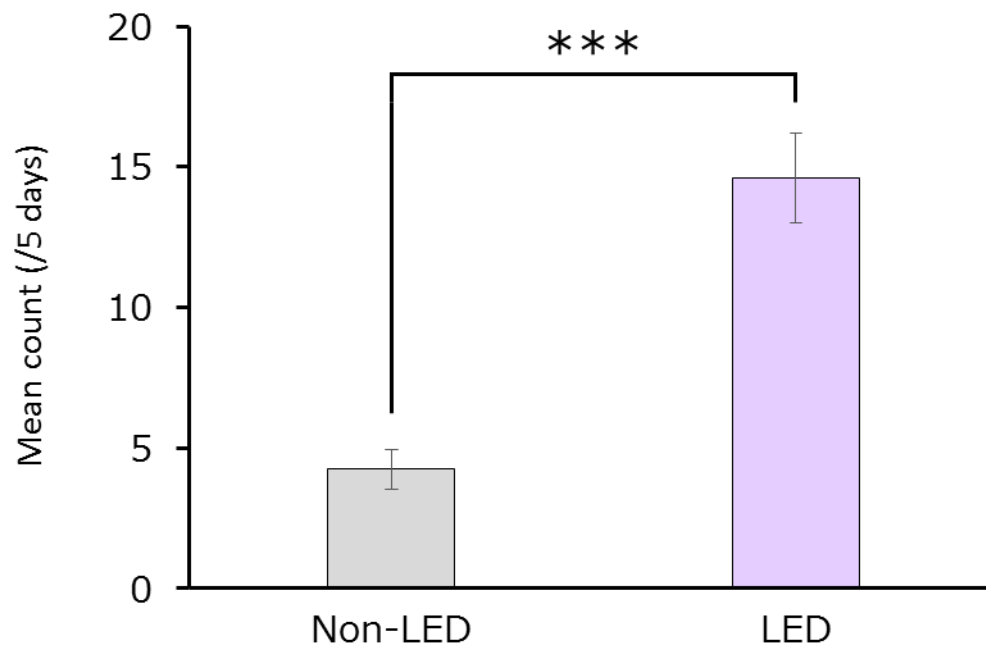


Figure 5.3. Mean number of *Nesidiocoris tenuis* observed on tomato plants.

Vertical bars indicate standard error (n = 8). Statistical analysis was by the Mann-Whitney U-test. *** indicate statistical significance at $p < 0.001$.

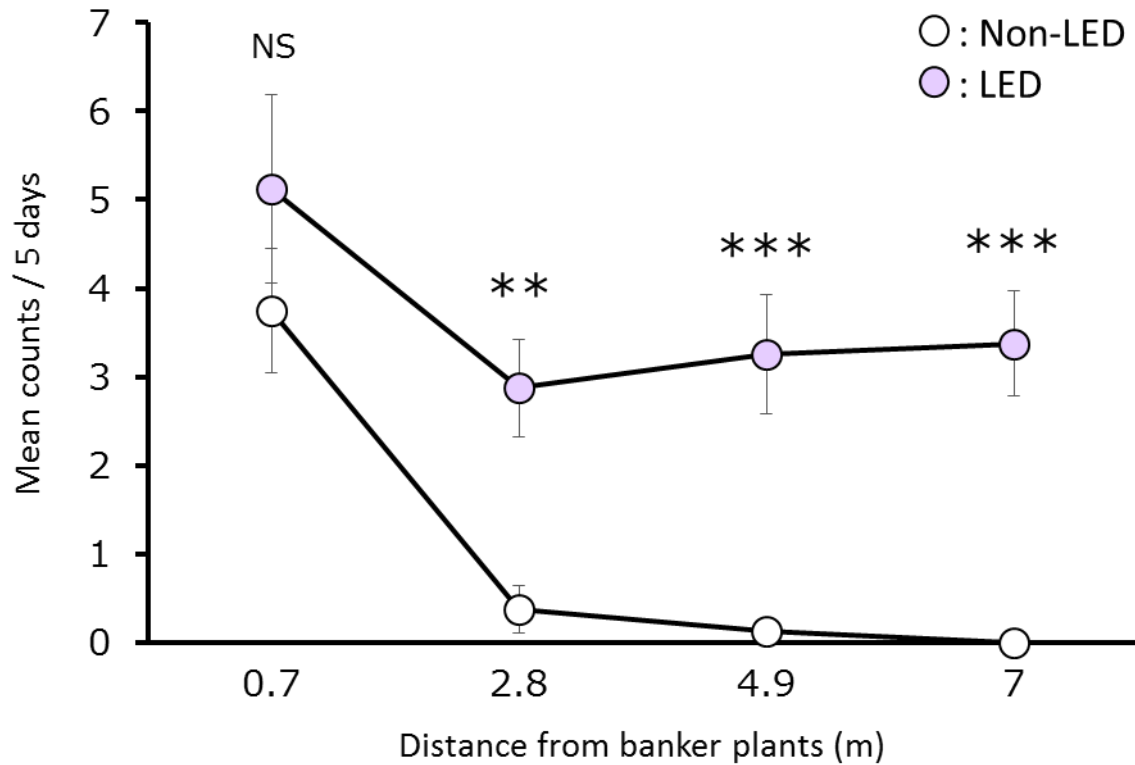


Figure 5.4. Comparison of the number of *Nesidiocoris tenuis* in non-LED and illuminated tomato greenhouses.

Mean number of *N. tenuis* observed at each sampling point and SE. Open and filled circles show data for control and illuminated plots, respectively. Data were compared using Student's t-test ($n = 8$, 0.7 m: $t = -1.0824$, $df = 12.14$, $p = 0.3001$, 2.8 m: $t = -4.107$, $df = 10.054$, $p < 0.01$, 4.9 m: $t = -5.3391$, $df = 7.6152$, $p < 0.001$, 7 m: $t = -5.6652$, $df = 7$, $p < 0.001$). NS: not significantly different, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

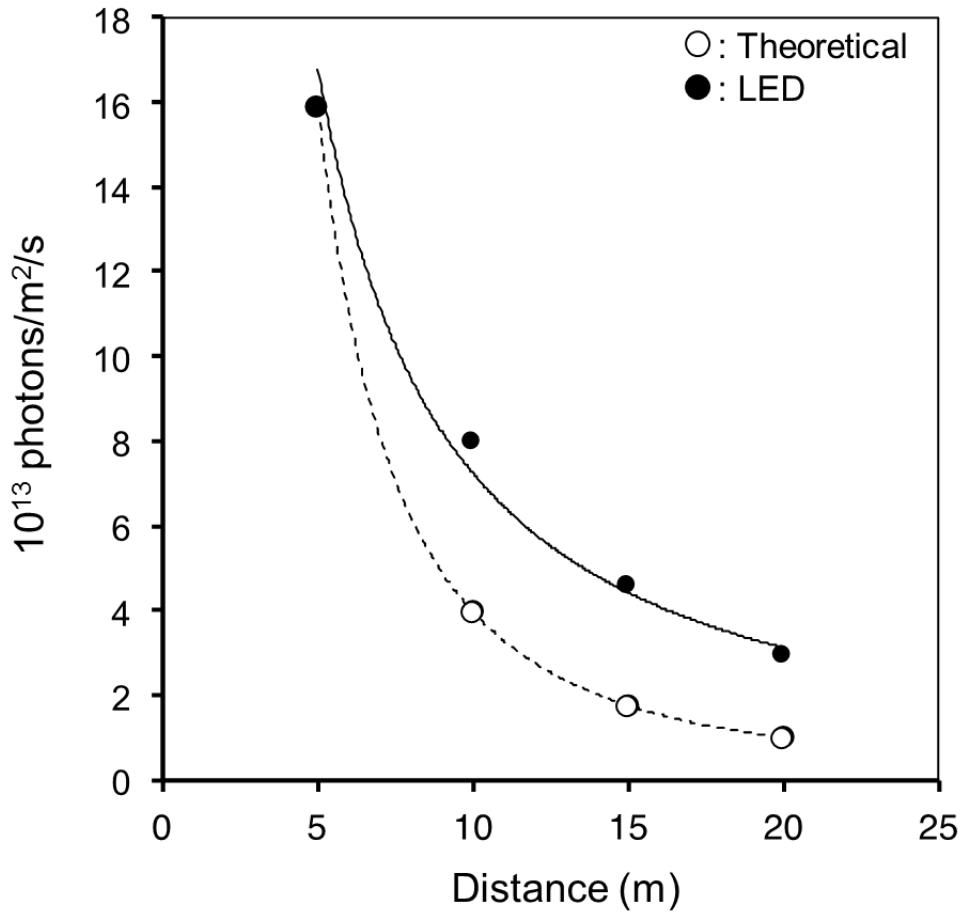


Figure 5.5. Relationship between illuminated light intensity and distance from the LED light source.

Filled circles show the measured photon flux density of the LED at various distances from the light. Open circles show the theoretical photon flux density. Solid and dashed lines show power approximations (measured: $Y = 1 \times 10^{15} \times X - 1.2$, theoretical: $Y = 4 \times 10^{15} \times X - 2$).

考察

国外では、タバコカスミカメを利用した害虫防除がトマト栽培で盛んに行われており、既に生物農薬としても販売・利用されている (Urbaneja et al., 2005). アザミウマやコナジラミの密度を抑制できることは、国内においても確認されている (中石, 2014; 日本ら, 2015). 本研究の結果から、紫色光を照射することによりタバコカスミカメの移動分散を促せることが判明した. タバコカスミカメの対象害虫であるコナジラミ類は、選好波長が波長 470 nm 以上の緑色光や青色光であることが知られている (Jeon et al., 2014; Stukenberg et al., 2015). このことから、第 4 章でのナミヒメハナカメムシの誘引実証試験と同様に、害虫を増やすことなく、天敵の選択的な誘引が可能であると考えられる. したがって、紫色光は、タバコカスミカメを栽培作物上に誘引し、害虫の発生を抑制できる防除技術として有望であると考えられる.

本研究の結果から、紫色光がタバコカスミカメによる害虫防除に以下の 2 つの利点をもたらすことが明らかになった. 1 つ目は、第 4 章のナミヒメハナカメムシの誘引実証試験と同じく誘引の“即効性”である. 本試験では、天敵温存植物に定着させたタバコカスミカメを放飼してから 5 日の間に栽培作物であるトマトに移動した個体を数えている. LED を設置していない対照区では、トマト上で観察されたタバコカスミカメは少なく、ほとんど天敵温存植物から移動していなかった. 一方で、本種の選好波長である波長 405 nm の紫色光を照射した照射区では、対照区の約 3.4 倍も多くのタバコカスミカメが確認でき、5 日という短時間で天敵温存植物から栽培作物へと移動した. タバコカスミカメの生物的防除資材としての利用は、天敵温存植物との併用が進められており、バーベナやクレオメといった植物を定植することで産卵増殖を促し、圃場内の天敵密度を上げられることが知られている (農研機構, 2015). しかし、本種は、植食性

の傾向が強い雑食性であるため餌となる天敵温存植物から移動しにくいことが問題となっている。そのため、タバコカスミカメによる十分な害虫防除効果を発揮するためには、早急に栽培作物への移動させる必要がある。現在、タバコカスミカメの移動を促す手法として天敵温存植物を刈り取り、栽培作物の株元や株間に一定間隔で設置することが行われている（中野ら，2016）。一方で、紫色光の照射は、天敵温存植物の刈り取りや栽培作物の下へ散布をする必要はない。また、点灯に関しては、タイマーなどを用いることで適切な時間帯に自動で点灯するように設定するだけであることから、紫色光は効果的で労力のかからない手段になると考えられる。

2つ目は、誘引されたタバコカスミカメの分布における“拡散性”である。本実証試験では、トマトへ移動したタバコカスミカメの頭数だけでなく、トマト上のタバコカスミカメの分布にも、照射区と対照区で差異が見られた。対照区でのタバコカスミカメが確認できた位置に着目すると、天敵温存植物に近いトマト上にしか移動していなかった。一方で、紫色光を照射したビニールハウス内では、トマト全体にタバコカスミカメが確認された。このことから、紫色光により誘引されたタバコカスミカメは、紫色光の直下に集まるわけではなく、周囲の栽培作物へも移動することが分かった。

また、タバコカスミカメの走光性が誘発される光量の閾値に関する報告はないが、ヨコバイとアザミウマの研究においては、正の走光性を誘発するのに必要な最小の光量は約 $10^{12} \sim 10^{13} \text{ photons / m}^2 / \text{s}$ であることが報告されている（Wakakuwa et al., 2014; 大谷ら，2014）。タバコカスミカメにもヨコバイやアザミウマと同様の感度があると仮定すると、光源から 20 m の距離でも引き付けるのには十分な光量であったと推測される ($2.91 \times 10^{13} \text{ photons / m}^2 / \text{s}$, Figure 5.5)。したがって、本ローブ型 LED を始め光量が十分な光源を用いることで、より大

きな栽培圃場においてもタバコカスミカメを誘引および分散させることが可能であると考えられる.

第6章 総合考察

近年の農業現場では、様々な害虫で化学農薬に対する抵抗性の発達が報告されている。微生物由来の殺虫成分スピノシン (Sparks et al., 2012) やクロロニコチニル系成分のネオニコチノイド (鈴木・松田, 2010) に耐性を付けたアザミウマ, 防虫菊由来の殺虫成分ピレスロイド (Erdogan et al., 2008) や電子伝達系複合体に作用するトルフェンピラド剤 (石川ら, 2018) に耐性を付けたコナジラミなど, 薬剤抵抗性を発達させた害虫の報告は後を絶たない。このような化学農薬では対処できない害虫を防除する手法として, IPM の一つである害虫の捕食者や寄生者となる天敵を利用した生物的防除が行われている。ナミヒメハナカメムシやタバコカスミカメなど一部の天敵は, 天敵温存植物により圃場内の密度を上げられることから, 栽培作物以外にマリーゴールドやバーベナなどの定植と併用しての利用が検討されている (安部, 2016; 中野, 2017)。しかし, 天敵温存植物から栽培作物へ思うように移動しないことが問題となっていることから, 天敵の栽培作物への移動および定着を促すための補強技術の開発が求められている。

これまでに, 天敵を栽培作物へ誘引・定着させる手法として, フェロモンや植食者誘導性植物揮発性物質 (Herbivore-Induced Plant Volatiles: HIPVs) などを用いた昆虫の嗅覚応答の利用が検討されてきた。フェロモンにおいては, トビコバチ科寄生蜂の 1 種 *Anagyrus* sp. nr. *pseudococci* (Girault) (Hymenoptera: Encyrtidae) におけるホストの性フェロモンなどのカイロモンの調査や (Franco et al., 2007), 捕食性のカメムシ *Podisus maculiventris* Say (Hemiptera: Pentatomidae) における集合フェロモンの利用が検討されてきた (Kelly et al., 2014)。また, HIPVs においては, ホソバネヤドリコバチ科寄生蜂の 1 種 *Anaphes iole* Girault (Hymenoptera:

Mymaridae) における寄生率の向上や (Williams et al., 2008), 寄生蜂の植物への滞在時間などを強化する HIPVs を排出する組み換え植物の開発が検討されてきた (Beale et al., 2006). フェロモンや HIPVs のような誘引源となる化学物質の存在は, ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメにおいても示唆されている (Lins et al., 2014; Uehara et al., 2019). このような昆虫の嗅覚反応を利用した手法は, 化学物質と種の特異性が高いため, 対象とする昆虫種だけを誘引できることが最大の特色である. 一方で, 本研究で着目した昆虫の視覚応答に関しては, 光と種の特異性が低いことから, 嗅覚応答ほど選択性が高くなく, 誘引対象ではない害虫も呼び寄せてしまうため天敵の誘引には適さないとされてきた. そのため, 光で天敵昆虫の移動および定着を促すためには, 害虫を誘引しない高い“選択性”を付与する必要がある.

本研究では, この光による誘引に選択性を付与するため, 2 つの工夫を施した. 1 つ目は, 第 2 章にて議論した“波長選好性”である. 本章では, ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメの波長選好性が波長 405 nm の紫色光であり, 害虫アザミウマやコナジラミの選好波長とは異なることを明らかにした. 昆虫の選好波長は, これまでに様々な種で調査されており, その多くは紫外光や緑色光に誘引されることが報告されている (Briscoe and Chittka, 2001; Johansen et al., 2011; Shimoda and Honda, 2013). このことは, 昆虫の複眼が受容する光に対する感度に関わっていると考えられている. 一般的に昆虫の視物質 (ロドプシン) は, 紫外線吸収型, 中波長吸収型 (青色), 長波長吸収型 (緑色) の 3 タイプに大別される. 視物質の組み合わせにより多くの色彩を感じている (蟻川ら, 2014). 所持している視物質の種類や数は, 種により異なるが, ほとんどの昆虫は視物質の感度の高い波長, すなわち認識力の高い色の光に強く誘引される傾向があるとされている (貴志ら, 2014). 一方で, 波長 405 nm の紫色光は, 紫外線吸収型お

よび中波長吸収型視物質の受容波長域の中間に位置しており、認識力の高い波長域ではない。事実、紫色光に誘引される昆虫は、捕食寄生者ブランコヤドリバエで報告されているのみである (Tokushima et al., 2016)。このことから、害虫が選好しない紫色光という特殊な波長選好性を利用することで、光による誘引に選択性を付与できると判断した。

2 つ目は、第 3 章にて議論を行った“活動リズム”である。本章では、ナミヒメハナカメムシが明期開始から 8 時間後以降の午後に活動量が最大に達し、日没後 2 時間までは活動することを明らかにした。また、タバコカスミカメは、日没前後に活動する薄暮型であることが過去に報告されている (Nakano, unpublished data)。昆虫の活動リズムは、日中に活動する昼行型や夜間に活動する夜行型、日出や日没に活動する薄明薄暮型など様々なパターンが存在しており、同じ属内でも多様性が確認されている (Kawahara et al, 2018)。ナミヒメハナカメムシとタバコカスミカメの対象害虫であるアザミウマとコナジラミは、午前中に活動が活発になる昼行型であり、日没後はほとんど活動しないことが報告されている (Liang et al., 2010; Taravati et al., 2014)。前述の通り効率的に害虫を防除するためには、対象とする昆虫種が活動している時間帯に害虫防除を実施する必要がある。同時に、選択性を考慮すると害虫の活動時間外に光を照射する必要がある。したがって、これら 2 つの条件を満たす日没後 2 時間に、照射することで光による誘引に選択性を付与できると判断した。この“波長選好性”と“活動リズム”の 2 点による選択性の付与は、第 4 章の露地圃場における実証試験にて天敵だけが増加するという形で確認された。

更に、第 4 章および第 5 章における実証試験では、光を用いた天敵誘引に 3 つの有益な効果があることが確認された。1 つは、“即効効果”である。露地での実証試験では、点灯から 3 日以内にナミヒメハナカメムシの密度増加が確認さ

れた。施設内で行ったタバコカスミカメの誘引試験でも、5 日以内に天敵温存植物から最も離れた場所のトマトまで移動を促すことができた。この即効効果は、害虫の初期発生を抑えることで、後の害虫の増殖率を低下させることに役立つと推測される。2 つ目は、“持続効果”である。露地での実証試験では、誘引されたナミヒメハナカメムシが長期間にわたり栽培作物上に維持されることで、産卵による次世代の発生が確認された。タバコカスミでは、試験期間が短かったことから本効果は確認されなかったが、本種の植物への定着性は元々強いため、長期間の試験でも持続効果が期待できる。この持続効果は、栽培圃場に発生していた害虫を抑制するだけでなく、天敵が常に栽培作物上にいることで外部からの害虫の再侵入・増殖を防ぐ待ち伏せ効果にも大きく貢献すると考える。

3 つ目は、“拡散効果”である。施設での実証試験では、誘引されたタバコカスミカメが天敵温存植物や紫色光付近だけでなく、その間に定植されている栽培作物上にも分布することが確認された。昆虫の走光性を誘導する最低光量が約 $10^{12} \sim 10^{13} \text{ photons / m}^2 / \text{s}$ であることを考慮すると (Wakakuwa et al., 2014; 大谷ら, 2014), 光照射の指向性が高い LED や更に光量の強い光源を用いることで、より広い栽培圃場でも広範囲に天敵を誘引・配置できると考えられる。この拡散効果は、より多くの栽培作物に天敵の移動を促すことで、上記の即効および持続効果を広い範囲で発揮させると考えている。これらの光を用いた天敵誘引による 3 つの効果は、害虫防除をするにあたって重要となる害虫の初期発生および侵入、増殖を妨げ、害虫による経済被害を大きく抑えられると推察される。

また、露地における実証試験では、栽培作物上で天敵密度が増加しただけでなく、害虫の密度も大きく抑制されていた。このことから、紫色光による天敵ナミヒメハナカメムシやタバコカスミカメの誘引は、近年問題になっている薬剤抵抗性を身に付けた害虫に対する防除策としても有効になり得ると考えられる。

したがって、本研究成果は、天敵の栽培作物への移動および定着を促すための補強技術になると同時に、生物的防除法による害虫防除効果を向上させる技術として有効であると判断した（荻野ら，2018）。

本技術を用いて土着天敵を誘引し、害虫防除を実施するにあたっては、光の点灯時期が重要なポイントになる。第 4 章での露地圃場における実証試験では、ナミヒメハナカメムシの増加が確認された一方で、その密度は上昇し続けるわけではなく増減を繰り返していた。この密度の変動には、屋外でのヒメハナカメムシの発消長が関与していると考えられる。自然環境下ではヒメハナカメムシ類の成虫は、越冬世代が 5 月には発生し（柿元ら，2002; 2006），6 月に密度が最も高くなり 8 月以降は減少することが報告されている（三木，2017）。無論、発生時期は地域により異なるが、本圃場でのナミヒメハナカメムシの密度変動はこの報告の発消長と概ね一致している。この結果から示されるように、紫色光による誘引は飛翔能力のある成虫を対象としていることから、誘引される天敵の頭数は、野外のヒメハナカメムシの発消長に大きく左右される。したがって、土着天敵を用いて効率的に害虫を防除するためには、天敵の発生初期から光を点灯することで越冬世代の成虫を栽培作物へ集め、第一世代を栽培作物上で増やすことが重要になると予測される。

本技術は、天敵の作物への定着を促す技術としてだけでなく、天敵密度の制御およびモニタリングに利用することができる。タバコカスミカメは、ナミヒメハナカメムシと異なり雑食性の強い天敵昆虫である（Sanchez, 2009）。そのため、栽培作物上で密度が過剰になった場合は、作物に対し損傷を引き起こすことがある（Arnó et al., 2010; Calvo et al., 2009; Sánchez and Lacasa, 2008; Vänninen et al., 2011）。このような雑食性の天敵では、誘引するだけでなく密度のモニタリングおよび密度管理も必要とされる。同じく雑食性と知られる天敵 *Macrolophus*

pygmaeus Rambur (Hemiptera: Miridae) では、天敵による作物被害を抑えるために、密度のモニタリングを目的とした青色の粘着性トラップが使用されている (Böckmann and Meyhöfer, 2017). このことから、粘着性トラップに加え紫色光を使用することで、タバコカスミカメの効率的なモニタリングが可能になると考えている. 密度管理においては、紫色光を圃場外や天敵温存植物だけに照射することで栽培作物から取り除き、密度が過剰になることを防げると推測できる. また、紫色光と青色光を照射する LED を兼ね備えた天敵捕集装置の開発も行われていることから (中野, 2019), 本技術は天敵の密度管理に応用することが可能である.

最近では、薬剤抵抗性への対抗策である IPM に加え、農業生態系を維持するために土着の天敵および他の生物の保護も目的とした保全生物学的防除 (Conservation biological control: CBC) が注目されつつある (Eilenberg et al., 2001; Jonsson et al., 2008). この土着天敵を利用する保全生物学的防除を成功させるためには、天敵の行動と生息場所を制御することが不可欠である (Ferro and McNeil, 1998; Landis et al., 2000). 野外では CBC の試みとして植物の匂い物質の利用が盛んに研究されている (Thaler, 1999; James and Grasswitz, 2005; Simpson et al., 2011a; Orre et al., 2010). また、蜜や花粉などの植物の匂いと天敵温存植物などの花資源との組み合わせが天敵の誘引と維持に役立つと報告されている (Simpson et al., 2011b; Orre et al., 2013; Wong and Frank, 2013). 昆虫の光に対する応答反応の利用も、生態系に与える影響が少ないことから環境に優しい防除技術とされている (Ben-Yakir et al., 2013). 本研究では、光照射により栽培作物への天敵の誘引と維持が可能であり、紫色光がもたらす 3 つの効果 “即効効果”, “持続効果”, “拡散効果” を明らかにした. 他の生物への影響などまだ検討の余地はあるが、土着天敵の行動を制御できる紫色光は、CBC の普及および発展に大きく貢

献できると考えている。

近年、単波長光を照射する LED の普及に伴い、対象外となる昆虫種を誘引しにくい害虫捕殺トラップなど (Bian et al., 2018)、より効率的な光を用いた害虫防除技術の開発が進んでいる。そういう中、本研究では、紫色 LED (405 nm) を日没後に点灯することで、天敵の選択的な誘引が実現することを示した。このような光を用いた天敵誘引には、化学農薬と比較すると大きく 3 つの利点があると考えられる。1 つは、労力の削減である。化学農薬は、害虫の発生予防や発生後の対処のために複数回散布する必要がある。また、使う農薬の種類も害虫の抵抗性発達を考慮し、変える必要があることから、害虫防除にかかる労力負担は大きい。一方で、紫色光は、LED などの光源を圃場内に一度設置するだけで、天敵が誘引され害虫の発生予防も発生後の対処も可能となる。また、点灯に関しても照射時間をタイマーなどで設定すればよいことから、余計な労力がかからない。このことから、紫色光を利用することで、害虫防除にかかる労力が大きく減少することが期待できる。2 つ目は、コストの削減である。天敵の誘引光源として LED を用いる場合、その消費電力は一般電球と比べると約 1/5 以下になると考えられる。また、紫色光の点灯時間は、日没後 2~3 時間で十分なことから、点灯の際にかかるランニングコストが低いことが最大のメリットである。また、LED は、一般電球よりも長寿命であることから年毎に買い替える必要が無く、一度設置すれば数年に渡って利用することが可能となる。そのため、化学農薬を複数回散布することにかかるコストよりも紫色光の点灯の方が経済的負担は軽くなると予測される。3 つ目は、安全性の向上である。本技術は、化学物質などを使用しないことから人体への影響を心配する必要が無く、実証試験においても栽培作物への影響は確認されなかった。また、天敵の利用は、化学農薬と異なり害虫の抵抗性の発達を促さないことから、誘導多発生などの問題を引き起こ

す心配がない。したがって、紫色光の利用は、化学農薬よりも安全性が高いと考えられる。以上の3つの点は、害虫の防除だけでなく経済性も考慮する IPM において有効に働くと予想される。多くの農家が化学農薬への依存から脱却を目指す現在、本研究成果である紫色光は、減農薬栽培や有機栽培の入門口となることで IPM の普及に大きく貢献すると信じている。

Summary

The minute pirate bug *Orius sauteri* (Poppius) (Hemiptera: Anthocoridae) and the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) are getting worldwide attention as an effective biological control agent based on integrated pest management, because they prey on various agricultural pests including thrips and whiteflies. Secondary plants, so-called insectary plants, are used to enhance the growth and reproduction of these natural enemies in Japan. To reinforce pest control-effect with these natural enemy insects, new strategy to selectively attract these species from secondary plants and retain onto cultivated crop in agricultural fields are needed. In this study, I focused on the photoresponse of insects to develop the new strategy for selective attraction and retention. As the first step to the development, I investigated spectral preference of *O. sauter* and *N. tenuis* using a six-arm arena equipped with six monochromatic LED lights: UV (365 nm), violet (405 nm), blue (450 nm), green (525 nm), orange (590 nm), and red (660 nm). As a result, a greater number of adult bugs chose violet light in both species. I assumed that violet light (405 nm) can selectively attract natural enemies, because this wavelength light differs from the spectral preference in most pest species. I next measured examined the daily distribution of *O. sauteri* activity and determined the illumination time appropriate for selective attraction of natural enemy. *O. sauteri* displayed a typical diurnal rhythm that peaked from 9 to 12 hours after sunrise, and the activity was remained for around 2 hours after sunset even in complete darkness. In *N. tenuis*, it is known the activity is crepuscular and become most active just after sunset. On the other hand, thrips and whiteflies are reported that they become inactive after sunset. Considering the avoidance of pest contamination by light, I assumed that the

most efficient illumination time for natural enemy attraction is the 2 hours after sunset. Finally, I demonstrated the effects of violet light in the eggplant field (*O. sauteri*) and the tomato greenhouse (*N. tenuis*). For *O. sauteri*, the density was consistently higher in the illuminated plots; at least twice that of the non-illuminated fields. Simultaneously, the density of thrips declined markedly to less than half that of the non-illuminated plots. For *N. tenuis*, most bugs remained near banker plants in the non-illuminated plots, whereas bugs immediately dispersed from the plants and became uniformly distributed in the greenhouse. I identified three positive effects of violet light including an “attraction-effect” on predator attraction, a “persistent-effect” on predator reproduction and “dispersion-effect” on predator distribution from demonstration experiments with *O. sauteri* and *N. tenuis*. Based on these results, I conclude that the violet illumination is effective strategy for enhancements of attraction and retention of *O. sauter* and *N. tenuis*.

謝辞

本博士論文は、筆者が筑波大学大学院生命環境科学研究科生物圏資源科学専攻博士後期課程に所属し、本応用動物昆虫学研究室および国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門昆虫制御研究領域昆虫相互作用ユニットで行った研究をまとめたものである。

本研究に関して、始終ご指導ご鞭撻をいただいた本学戒能洋一教授に心より感謝申し上げます。また、本研究に有益なるアドバイスをいただいた本学 DeMar Taylor 教授，古川誠一准教授，松山茂博士に感謝する。研究，実験，その他多岐にわたり，始終，ご指導をいただいた農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門昆虫制御研究領域昆虫相互作用ユニット霜田政美ユニット長，上原拓也研究員，山口照美技術専門員，市橋隆壽氏に心より感謝申し上げます。本研究を進めるにあたり様々な場面でご指導いただいた旧農業生物資源研究所昆虫科学研究領域領域長野田隆志博士，農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門昆虫制御研究領域昆虫相互作用ユニット前田太郎上級研究員に，心より感謝申し上げます。第 2 章にてタバコカスミカメの提供および第 4 章における実証試験にて虫の見分け方についてご指導いただいた徳島県立農林水産総合技術支援センターの中野昭雄主任研究員に感謝申し上げます。同じく実証試験にて，捕食者の捕食内容物の調査にご協力頂いた農業・食品産業技術総合研究機構生物機能利用研究部門昆虫制御研究領域昆虫相互作用ユニット村路雅彦主席研究員に心より感謝申し上げます。第 5 章における実証試験にて多量のタバコカスミカメを提供して頂いた株式会社アグリ総研研究開発部の手塚俊行部長に心より感謝申し上げます。応用動物昆虫学研究室に在籍する教職員方，先輩方，同輩ならび後輩諸君より有益な助言をいただいたこと，ここに礼を申し上げます。

最後に、本研究は、農林水産省委託研究プロジェクト「生物の光応答メカニズムの解明と省エネルギー，コスト削減技術の開発」の課題「害虫の光応答メカニズムの解明と高度利用技術の開発」（課題番号 INSECT-1103），および総合科学技術・イノベーション会議の SIP（戦略的イノベーション創造プログラム）「次世代農林水産業創造技術」（管理法人：農研機構 生物系特定産業技術研究支援センター，略称「生研センター」），文部科学省科学研究費補助金（認可番号 25660268，16K14868），日本学術振興会の科学研究費の助成を受けて実施した。

引用文献

- 安部順一郎 (2016) 天敵温存技術に利用可能な天敵温存植物と土着天敵. 技術と普及 53:19-21.
- 阿部成人・山口照美・中野昭雄・霜田政美 (2014) 赤外線アクトグラムで解析したギフアブラバチ *Aphidius gifuensis* の活動時刻分布. 応動昆 58:329-331.
- Aldrich, J. R., J. E. Oliver, T. Shifflet, C. L. Smith and G. P. Dively (2007) Semiochemical investigations of the insidious flower bug, *Orius insidiosus* (Say). J Chem Ecol 33:1477-1493.
- 蟻川謙太郎・若桑基博・木下充代 (2014) 昆虫視細胞の分光感度. 応動昆 58:5-11.
- Arnó, J., C. Castañé, J. Riudavets and R. Gabarra (2010) Risk of damage to tomato crops by the generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). Bull Entomol Res 100:105-115.
- Atakan, E. and R. Canhilal (2004) Evaluation of yellow sticky traps at various heights for monitoring cotton insect pests. J Agric Urban Entomol 21:15-24.
- Beale, M. H., M. A. Birkett, T. J. Bruce, K. Chamberlain, L. M. Field, A. K. Huttly, J.L. Martin, R. Parker, A.L. Phillips, J.A. Pickett, I.M. Prosser, P.R. Shewry, L.E. Smart, L.J. Wadhams, C.M. Woodcock and Y. Zhang (2006) Aphid alarm pheromone produced by transgenic plants affects aphid and parasitoid behavior. Proc Natl Acad Sci 103:10509-10513.
- Bennison, J., K. Maulden, S. Dewhirst, E. Pow, P. Slatter and L. Wadhams (2002) Towards the development of a push-pull strategy for improving biological control of western flower thrips on chrysanthemum. Proceedings of the 7th international symposium on Thysanoptera: Thrips and Tospoviruses. Reggio Calabria, Italy: Australian National Insect Collection, Canberra. 199-206.
- Ben-Yakir, D., Y. Antignus, Y. Offir and Y. Shahak (2012) Colored shading nets impede insect invasion and decrease the incidences of insect - transmitted viral diseases in

vegetable crops. *Entomol Experim Applic* 144:249-257.

Ben-Yakir, D., Y. Antignus, Y. Offir, and Y. Shahak (2013) Optical manipulations: an advance approach for reducing sucking insect pests. *Adv Technol Manag Insect Pests* 49-267.

Bian, L., X. M. Cai, Z. X. Luo, Z. Q. Li and Z. M. Chen (2018) Decreased capture of natural enemies of pests in light traps with light - emitting diode technology. *Ann Appl Biol* 173:251-260.

Bishop, A. L., G. A. Bellis, H. J. McKenzie, L. J. Spohr, R. J. Worrall, A. M. Harris and L. Melville (2006) Light trapping of biting midges *Culicoides* spp.(Diptera: Ceratopogonidae) with green light - emitting diodes. *Austr J Entomol* 45:202-205.

Böckmann, E and R. Meyhöfer (2017) Sticky trap monitoring of a pest–predator system in glasshouse tomato crops: are available trap colours sufficient?. *J Appl Entomol* 141:339-351.

Briscoe, A. D and L. Chittka (2001) The evolution of color vision in insects. *Annu Rev Entomol* 46:471-510.

Calvo, J., K. Bolckmans, P. A. Stansly and A. Urbaneja (2009) Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl* 54:237-246.

Calvo, F. J., M. J. Lorente, P. A. Stansly and J. E. Belda (2012) Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisia tabaci* in greenhouse tomato. *Entomol Exp Appl* 143:111-119.

Chen, Z., R-P. Kuang, J-X. Zhou and X. Liu (2012) Phototactic behaviour in *Aphidius gifuensis* (hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol Sci Tech* 22:271-279.

Cho, K. S. and H. S. Lee (2012) Visual preference of diamondback moth, *Plutella xylostella*, to light-emitting diodes. *J Korean Soc Appl Biol Chem* 55:681-684.

Caparros Megido, R., E. Haubruge and F. Verheggen (2013) Pheromone-based management strategies to control the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera:

Gelechiidae). A review. *Biotechnol Agron Soc Environ* 17:475-482.

Chu, C. C., C. G. Jackson, P. J. Alexander, K. Karut and T. J. Henneberry (2003) Plastic cup traps equipped with light-emitting diodes for monitoring adult *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *J Econ Entomol* 96:543-546.

Ehler L. E. (2006) Integrated pest management (IPM): definition, historical development and implementation, and the other IPM. *Pest Manag Sci* 62:787-789.

Eilenberg, J., A. Hajek, and C. Lomer (2001) Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46:387-400.

遠藤信幸・若桑基博・蟻川謙太郎・弘中満太郎 (2014) ミナミアオカメムシ自由飛翔時の波長選好性. *応動昆* 58:23-38.

Erdogan, C., G. D. Moores, M. O. Gurkan, K. J. Gorman and I. Denholm (2008) Insecticide resistance and biotype status of populations of the tobacco whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Turkey. *Crop Prot* 27:600-605.

Ferro, D. N. and McNeil, J. N. (1998) Habitat enhancement and conservation of natural enemy of insects. *Conservation Biological Control* (ed. Barbosa, P.) Ch. 7, 123-132.

Ferry, N., M. G. Edwards, J. Gatehouse, T. Capell, P. A. M. R. Christou and A. M. R. Gatehouse (2006) Transgenic plants for insect pest control: a forward looking scientific perspective. *Transgenic Res* 15:13-19.

Franco, J. C., E. B. Silva, E. Cortegano, L. Campos, M. Branco, A. Zada and Z. Mendel (2007) Kairomonal response of the parasitoid *Anagyrus* spec. nov. near *pseudococci* to the sex pheromone of the vine mealybug. *Entomol Exp Appl* 126:122-130.

Furihata, S., K. Tabuchi, S. Okudera, A. Takahashi, N. Hinomoto, M. Shimoda and T. Yamaguchi (2019) An Efficient Method for Monitoring Predatory Minute Pirate Bugs *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) Populations Using Blue-Colored Sticky Traps. *Environ Entomol* 48:426-433.

古橋嘉一 (2013) 導入天敵の歴史的経過とその意義 (ミニ特集 導入天敵の現状

と展望). 植物防疫 67:313-319.

González-Cabrera, J., O. Mollá, H. Montón and A. Urbaneja (2011) Efficacy of *Bacillus thuringiensis* (Berliner) in controlling the tomato borer, *Tuta absoluta* (Meyrick)(Lepidoptera: Gelechiidae). *BioControl*, 56:71-80.

芳賀 一・片井祐介・万年潤哉・増井伸一 (2014) カラーシート反射光, LED 照射光に対するミナミキイロアザミウマ *Thrips palmi* (Karny) の誘引特性. 応動昆 58:17-22.

Helfrich-Förster, C. (2001) The locomotor activity rhythm of *Drosophila melanogaster* is controlled by a dual oscillator system. *J Insect Physiol* 47:877-887.

Hinomoto, N., S. Nagamori, K. Kakimoto, T. Shimizu, T. Higaki, M. Muraji, T. Noda and K. Kawasaki (2009a) Molecular identification and evaluation of *Orius* species (Heteroptera: Anthocoridae) as biological control agents. *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* 43:281-288.

Hinomoto, N., T. Higaki and T. Noda (2009b) Development of microsatellite markers for the minute pirate bug *Orius sauteri* (Poppius), and their cross-species amplification in *O. minutus* (L.) and *O. strigicollis* (Poppius; Heteroptera: Anthocoridae). *Appl. Entomol. Zool* 44:635-642.

日本典秀・長坂幸吉・後藤千枝・小原慎司・手塚俊行 (2015) タバコカスミカメによる施設キュウリのネギアザミウマ防除効果. 関東病虫研報 2015:125-129.

平間淳司・関 憲一・細谷直輝・松井良雄 (2007) 黄色 LED 光源を用いた物理的害虫防除装置の試作. 植物環境工学 19:34-40.

Hughes, G. E., L. Alford, G. Sterk and J. S. Bale (2010) Thermal activity thresholds of the predatory mirid *Nesidiocoris tenuis*: implications for its efficacy as a biological control agent. *BioControl* 55:493-501.

Hunter, C. D. (1997) Suppliers of beneficial organisms in North America. California environmental protection agency, department of pesticide regulation, environmental monitoring and pest management branch, Sacramento, CA. pp. 23

井村岳男・神川 諭 (2012) フレンチマリーゴールドのヒメハナカメムシ類温存植物としての可能性. 関西病虫研報 54:163-165.

石井征亜・山崎敬亮・大場和彦・長谷川利拡・比屋根真一・田中逸夫 (2004) 札幌, 岐阜および那覇における昼光の分光光量子束の季節変化特性. 生物環境調節 42:147-154.

石川博司・鈴木杏子・大野 徹・坂 紀邦 (2018) 愛知県内の主要トマト 3 産地から採取したタバココナジラミバイオタイプ Q に対する主要薬剤の殺虫効果. 関西病虫研報 60:117-120.

Itou, M., M. Watanabe, E. Watanabe and K. Miura (2013) Gut content analysis to study predatory efficacy of *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae) by molecular methods. Entomol Sci 16:145-150.

James, D. G. and T. R. Grasswitz (2005) Synthetic herbivore-induced plant volatiles increase field captures of parasitic wasps. BioControl 50:871-880.

Jeon, J. H., M. S. Oh, K. S. Cho and H. S. Lee (2012) Phototactic response of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* Linnaeus (Coleoptera: Curculionidae), to light-emitting diodes. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry 55:35-39.

Jeon, J. H., M. G. Kim and H. S. Lee (2014) Phototactic behavior 4: attractive effects of *Trialeurodes vaporariorum* adults to light-emitting diodes under laboratory conditions. J Korean Soc Appl Biol Chem 57:197-200.

Jiuxuan, Z., K. Rongping, C. Zhen, W. Siming and L. Xia (2013) Phototactic behavior of *Coccinella septempunctata* L.(Coleoptera: Coccinellidae). Coleopts Bull 67:33-40.

Johansen, N. S., I. Vänninen, D. M. Pinto, A. I. Nissinen and L. Shipp (2011) In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. Ann Appl Biol 159:1-27.

Jonsson, M., S. D. Wratten, D. A. Landis and G. M. Gurr (2008) Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. Biol Control 45: 172-175.

柿元一樹・井上栄明・吉田龍実 (2002) クワ園におけるヒメハナカメムシ類の個体群密度と種構成の季節的変動. 応動昆 46:209-215.

柿元一樹・井上栄明・山口卓宏・大野和朗・高木正見 (2006) 春期の雑草におけるナミヒメハナカメムシの発生パターン. 応動昆 50:68-71.

Katsuki, M., K. Arikawa, M. Wakakuwa, Y. Omae, K. Okada, R. Sasaki, K. Shinoda and T. Miyatake (2013) Which wavelength does the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae), prefer? Electrophysiological and behavioral studies using light-emitting diodes (LEDs). Appl Entomol Zool 48:547-551.

Kawahara, A. Y., D. Plotkin, C. A. Hamilton, H. Gough, R. St Laurent, H. L. Owens, N. T. Homziak and J. R. Barber (2018) Diel behavior in moths and butterflies: a synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. Org Divers Evol 18:13-27.

Kean, J., S. Wratten, J. Tylianakis and N. Barlow (2003) The population consequences of natural enemy enhancement, and implications for conservation biological control. Ecol Lett 6:604-612.

Kelly, J. L., J. R. Hagler and I. Kaplan (2014) Semiochemical lures reduce emigration and enhance pest control services in open-field predator augmentation. Biol Control 71:70-77.

Kim, K., H. Song, R. Choe, Z. Huang, Q. Huang and C. Lei (2019) Phototactic response of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae), to light-emitting diode Lights of different wavelengths. Preprints 2019050014. (doi: 10.20944/preprints201905.0014.v1)

木村勇司・石谷正博 (2009) 合成ピレスロイド剤によるマメシクイガの効率的防除. 北日本病虫研報 2009:180-185.

貴志 学・若桑 基・間佐古将・井沼 崇・蟻川謙太 (2014) チャノキイロアザミウマ *Scirtothrips dorsalis* Hood (Thysanoptera: Thripidae) における走光性の作用スペクトルと複眼分光感度. 応動昆 58:13-16.

古味一洋 (2016) 高知県における土着天敵を活用した害虫防除. 日本農薬学会誌 41:69-73.

熊野了州 (2014) サツマイモ害虫イモゾウムシの不妊虫放飼法による根絶に向けた近年の研究の展開. 応動昆 58:217-236.

Landis, D. A., S. D. Wratten and G. M. Gurr (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu Rev Entomol* 45:175-201.

Lattin, J. D., A. Asquith and S. Booth (1989) *Orius minutus* (Linnaeus) in North America (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae). *J New York Entomol Soc* 97:409-416.

Lessio, F. and A. Alma (2004) Seasonal and daily movement of *Scaphoideus titanus* Ball (Homoptera: Cicadellidae). *Environ Entomol* 33:1689-1694.

Li, S., X. Tan, N. Desneux, G. Benelli, J. Zhao, X. Li, F. Zhang, X. Gao and S. Wang (2015) Innate positive chemotaxis to pollen from crops and banker plants in predaceous biological control agents: towards new field lures? *Sci. Rep* 5:12729.

Liang, X. H., Z. R. Lei, J. Z. Wen and M. L. Zhu (2010) The diurnal flight activity and influential factors of *Frankliniella occidentalis* in the greenhouse. *Insect Sci* 17:535-541.

Lins, J. C., J. J. van Loon, V. H. Bueno, D. Lucas-Barbosa, M. Dicke and J. C. van Lenteren (2014) Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics. *BioControl* 59:707-718.

Luo, C. W and Y. Chen (2016) Phototactic behavior of *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethyridae)-parasitoid of *Pissodes punctatus* (Coleoptera: Curculionidae). *J Insect Behav* 29:605-614.

Madbouni, M. A. Z., M. A. Samih, P. Namvar and A. Biondi (2017) Temperature-dependent functional response of *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) to different densities of pupae of cotton whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Eur. J. Entomol* 114:325-331.

Maeda, T., N. Fujiwara-Tsujii, H. Yasui and S. Matsuyama (2016) Female sex pheromone in trails of the minute pirate bug, *Orius minutus* (L). J Chem Ecol 42:433-443.

眞壁敏明・二村友彬・納富尚義・若桑基博・蟻川謙太郎 (2014) ミカンキイロアザミウマとネギアザミウマの走光性とウンシュウミカン加温施設栽培における紫外線誘引トラップによるアザミウマ防除の可能性. 応動昆 58:187-195.

松崎征美・市川耕治 (1985) ミナミキイロアザミウマによる施設栽培ナスの被害. 高知農技研報 17:25-31.

三木静恵 (2017) 群馬県为天敵温存植物を導入した露地ナス圃場における微小害虫類および土着天敵ヒメハナカメムシ類の発消長. 関東病虫研報 2017:86-93.

三宅規文・田中義則・堀 一嘉・武澤友二・岩崎暁生 (2008) ハスモンヨトウ抵抗性ダイズ品種のヨトウガに対する生育阻害効果. 北日本病虫害研究会報, 2008:142-144.

Miyatake, T., T. Yokoi, T. Fuchikawa, N. Korehisa, T. Kamura, , K. Nanba, S. Ryouji, N. Kamioka, M. Hironaka, M. Osada, T. Hariyama, R. Sasaki and K. Shinoda (2016) Monitoring and detecting the cigarette beetle (Coleoptera: Anobiidae) using ultraviolet (LED) direct and reflected lights and/or pheromone traps in a laboratory and a storehouse. J Econ Entomol 109:2551-2560.

Muraji, M. and S. Nakahara (2001) Phylogenetic relationships among fruit flies, *Bactrocera* (Diptera, Tephritidae), based on the mitochondrial rDNA sequences. Insect Mol Biol 10:549-559.

村田未果・針山孝彦・山濱由美・外山美奈・太田 泉 (2017) 赤色光がミカンキイロアザミウマの植物に対する行動に及ぼす影響評価. 関西病虫研報 59:93-95.

永井一哉 (1991) 露地栽培ナスでのミナミキイロアザミウマの総合防除の体系. 応動昆 35:283-289.

Nagai, K. and E. Yano (2000) Predation by *Orius sauteri* (Poppius)(Heteroptera: Anthocoridae) on *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae): functional response and

selective predation. Appl Entomol Zool 35:565-574.

中石一英 (2014) タバコカスミカメの生態と生物的防除資材としての有効性 (後編) タバコカスミカメの利用と簡易な増殖技術の開発. 植物防疫 68:193-200.

Nakamoto, Y. and H. Kuba (2004) The effectiveness of a green light emitting diode (LED) trap at capturing the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Fairmaire) (Coleoptera: Curculionidae) in a sweet potato field. Appl Entomol Zool 39:491-495.

中野昭雄 (2019) LED を利用したタバコカスミカメの捕集装置. 農業普及 71:28-29.

中野亮平・土井 誠・石川隆輔 (2017) プランターに植栽されたバーベナ ‘タピアン’ におけるタバコカスミカメの温存と増殖. 関西病虫研報 59:109-111.

中野亮平・土田祐大・土井 誠・石川隆輔・多々良明夫・天野喜也・村松嘉和(2016) タバコカスミカメ放飼とバンカー植物の併用による施設トマトのタバココナジラミ防除. 関西病虫研報 58:65-72.

Nakata, T. (1994) Prey species of *Orius sauteri* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) in a potato field in Hokkaido, Japan. Appl Entomol Zool 29:614-616.

野口忠久 (2014) アカヒゲホソミドリカスミカメに対する LED 光の誘引性. 応動昆 58:203-209.

農研機構 (2015) 施設キュウリとトマトにおける IPM のためのタバコカスミカメ 利 用 技 術 マ ニ ュ ア ル .
https://www.naro.affrc.go.jp/publicity_report/publication/pamphlet/tech-pamph/060741.html

荻野拓海・戒能洋一・霜田政美・上原拓也・山口照美 (2018) 紫色 LED による天敵カメムシの行動制御技術. 植物防疫 72:103-106.

荻野拓海・上原拓也・山口照美・前田太郎・野呂知加子・霜田政美 (2015) ナミヒメハナカメムシ *Orius sauteri* の波長選好性. 応動昆 59:10-13.

Ogino, T., T. Uehara, M. Muraji, T. Yamaguchi, T. Ichihashi, T. Suzuki, Y. Kainoh and M. Shimoda (2016) Violet LED light enhances the recruitment of a thrip predator in open fields. *Sci Rep* 6:32302.

Ogino, T., T. Yamaguchi, T. Uehara, Y. Kainoh and M. Shimoda (2019) Analysis of the activity rhythm of the predatory bug *Orius sauteri* (Poppius) (Heteroptera: Anthocoridae) for optimizing its selective light attraction. *Appl Entomol Zool* 55:115–120.

大野和朗・嶽本弘之・河野一法・林 恵子 (1995) 露地栽培のナスにおけるミナミキイロアザミウマの総合防除体系の有効性-現地農家圃場での実証. 福岡農総試研報 14:104-109.

Orre, G. U. S., S. D. Wratten, M. Jonsson and R. J. Hale (2010) Effects of an herbivore-induced plant volatile on arthropods from three trophic levels in brassicas. *Biol Control* 53:62-67.

Orre, G.U.S., S. D. Wratten, M. Jonsson, M. Simpson and R. Hale (2013) ‘Attract and reward’: combining a herbivore-induced plant volatile with floral resource supplementation–multi-trophic level effects. *Biol Control* 64:106-115.

大田博樹 (2014) 日本の農薬産業技術史 (3) 農薬のルーツと歴史, 過去・現在・未来. 植物防疫 68:497-500.

大谷洋子・若桑基博・蟻川謙太郎 (2014) ミカンキイロアザミウマの走光性に関する作用スペクトルと複眼分光感度との関係. 応動昆 58:177-185.

Pavan, M. G., J. Corrêa-Antônio, A. A. Peixoto, F. A. Monteiro and G. B. Rivas (2016) *Rhodnius prolixus* and *R. robustus* (Hemiptera: Reduviidae) nymphs show different locomotor patterns on an automated recording system. *Parasit Vectors* 9:239.

Refki, E., B. M. Sadok and B. B. Ali (2016) Study of the biotic potential of indigenous predator *Nesidiocoris tenuis* on *Tuta absoluta* pest of geothermal culture in the south of Tunisia. *J Entomol Zool Studies* 4:692-695.

Reid, C. D. and R. L. Lampman (1989) Olfactory responses of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to volatiles of corn silks. *J Chem Ecol* 15:1109-1115.

Rim, H., M. Uefune, R. Ozawa and J. Takabayashi (2015) Olfactory response of the omnivorous mirid bug *Nesidiocoris tenuis* to eggplants infested by prey: specificity in prey developmental stages and prey species. *Biol Control* 91:47-54.

Rim, H., M. Uefune, R. Ozawa, K. Yoneya and J. Takabayashi (2017) Experience of plant infestation by the omnivorous arthropod *Nesidiocoris tenuis* affects its subsequent responses to prey-infested plant volatiles. *BioControl* 62:233-242.

Rusch, A., R. Bommarco, M. Jonsson, H. G. Smith and B. Ekbom (2013) Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *J Appl Ecol* 50:345-354.

Sanchez, J. A. (2009) Density thresholds for *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) in tomato crops. *Biol Control* 51:493-498.

Sánchez, J. A. and A. Lacasa (2008) Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *J Econ Entomol* 101:1864-1870.

Sánchez, J. A., J. I. Martínez-Cascales and A. Lacasa (2003) Abundance and wild host plants of predator mirids (Heteroptera: Miridae) in horticultural crops in the Southeast of Spain. *IOBC wprs Bulletin* 26:147-152.

Sekine, T., T. Yamaguchi, K. Hamano, H. Siomi, L. Saez, N. Ishida and M. Shimoda (2008) Circadian phenotypes of *Drosophila fragile* x mutants in alternative genetic backgrounds. *Zoolog Sci* 25:561-572.

Sétamou, M., A. Sánchez, J. M. Patt, S. D. Nelson, J. Jifon and E. S. Louzada (2012) Diurnal patterns of flight activity and effects of light on host finding behavior of the Asian citrus psyllid. *J Insect Behav* 25:264-276.

Shao, R. and S.C. Baker (2003) The highly rearranged mitochondrial genome of the plague thrips, *Thrips imaginis* (Insecta: Thysanoptera): convergence of two novel gene boundaries and an extraordinary arrangement of rRNA genes. *Mol Biol Evol* 20:362–370.

Shao, Y., J. Cheng and F. Liu (2013) Research on phototaxis in *Sogatella furcifera* and its natural enemy, *Cyrtorhinus lividipennis*. Chin J Appl Entomol 50:700-705. (English abstract)

柴尾 学・田中 寛 (2014) 色彩粘着板と LED を組み合わせたトラップによるミナミキイロアザミウマの誘引特性. 応動昆 58:29-32.

霜田政美・木口憲爾 (1995) エビガラスズメの実験昆虫化. 応動昆 39:321-328.

Shimoda, M. and K. I. Honda (2013) Insect reactions to light and its applications to pest management. Appl Entomol Zool 48:413-421.

Simpson, M., G. M. Gurr, A. T. Simmons, S. D. Wratten, D. G. James, G. Leeson and H. I. Nicol (2011a) Insect attraction to synthetic herbivore - induced plant volatile - treated field crops. Agric For Entomol 13:45-57.

Simpson, M., G. M. Gurr, A. T. Simmons, S. D. Wratten, D. G. James, G. Leeson, H. I. Nicol and G. S. Orre - Gordon (2011b) Attract and reward: combining chemical ecology and habitat manipulation to enhance biological control in field crops. J Appl Ecol 48:580-590.

園田昌司・片岡洋子・小原陽子・中野 亮・井村有里・鈴江光良 (2014) 紫外線 LED と水盤トラップを用いた菌床シイタケ栽培施設に発生するハエ目昆虫の捕獲. 応動昆 58:32-35.

Sparks, T. C., J. E. Dripps, G. B. Watson and D. Paroonagian (2012) Resistance and cross-resistance to the spinosyns—a review and analysis. Pestic Biochem Phys 102:1-10.

Stukenberg, N., K. Gebauer and H. M. Poehling (2015) Light emitting diode (LED) - based trapping of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*). J Appl Entomol 139:268-279.

Summers, C. G. and J. J. Stapleton (2002) Use of UV reflective mulch to delay the colonization and reduce the severity of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) infestations in cucurbits. Crop Prot 21:921-928.

鈴木 誠・松田広子 (2010) 神奈川県のカキ黄化えそ病発生地域から採集したミナミキイロアザミウマの薬剤感受性. 関東病虫研報 2010:119-121.

滝 久智・野村昌史 (2004) キンウワバ類 (鱗翅目・ヤガ科) 4 種の飛翔, 摂食およびコーリング活動時間帯の比較. 応動昆 48:321-329.

Taravati, S., H. Glenn and C. Mannion (2014) Daily flight activity of the rugose spiraling whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). Flo Entomol 97:1842-1844.

Thaler, J. S. (1999) Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. Nature 399:686-688.

Tokushima, Y., T. Uehara, T. Yamaguchi, K. Arikawa, Y. Kainoh and M. Shimoda (2016) Broadband photoreceptors are involved in the violet light preference in the parasitoid fly *Exorista Japonica*. PLOS ONE 11:e0160441.

土田祐大・土井 誠・石川隆輔 (2017) タバココナジラミ (カメムシ目: コナジラミ科) が発生した施設トマトにおけるタバコカスミカメ (カメムシ目: カスミカメムシ科) の株内分布の事例. 応動昆 61:135-137.

Uehara, T., T. Maeda, M. Shimoda, N. Fujiwara-Tsujii and H. Yasui (2019) Identification and Characterization of the Pheromones in the Minute Pirate Bug *Orius sauteri* (Heteroptera: Anthocoridae). J Chem Ecol 45:811-817.

Uehara, T., T. Ogino, A. Nakano, T. Tezuka, T. Yamaguchi, Y. Kainoh and M. Shimoda (2019) Violet light is the most effective wavelength for recruiting the predatory bug *Nesidiocoris tenuis*. BioControl 64:139-147.

上原拓也・山口照美・小滝豊美・霜田政美 (2014) オープンフィールド試験はチャバネアオカメムシ *Plautia stali* (Scott) の走光性評価に有効である. 応動昆 58:36-38.

Urbaneja, A., G. Tapia and P. Stansly (2005) Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het.: Miridae). Biocontrol Sci Techn 15:513-518.

Urbaneja, A., H. Montón and O. Mollá (2009) Suitability of the tomato borer *Tuta absoluta* as prey for *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. J Appl Entomol 133:292-296.

Vänninen, I., M. Rönqvist, M. Dahlqvist and J. Forsström (2011) *Nesidiocoris tenuis* as an invasive pest in Finnish tomato crops: attempt to eradicate the bugs with nicotine-based programmes. IOBC/WPRS Bull 68, 185-188.

Wakakuwa, M., F. Stewart, Y. Matsumoto, S. Matsunaga and K. Arikawa (2014) Physiological basis of phototaxis to near-infrared light in *Nephotettix cincticeps*. J Comp Physiol A 200:527-536.

Wang, S., X. L. Tan, J. P. Michaud, F. Zhang and X. Guo (2013) Light intensity and wavelength influence development, reproduction and locomotor activity in the predatory flower bug *Orius sauteri* (Poppius) (Hemiptera: Anthocoridae). BioControl 58:667-674.

Warrant, E. and D. E. Nilsson (Eds.) (2006). Invertebrate vision. Cambridge University Press.

Wei, D., X. Xian, Z. Zhou, Z. Wang, X. Zhou and J. Huang (1998) Preliminary study on the functional responses of *Cyrtopeltis tenuis* to *Spodoptera litura*. Acta Agric Univ Henan 32:55-59.

Whittaker, M. S. and W. D. Kirk (2004) The effect of photoperiod on walking, feeding, and oviposition in the western flower thrips. Entomol Exp Appl 111:209-214.

Williams, L., C. Rodriguez-Saona, S.C. Castle and S. Zhu (2008) EAG-active herbivore-induced plant volatiles modify behavioral responses and host attack by an egg parasitoid. J Chem Ecol 34:1190-1201.

Wong, S. K. and S. D. Frank (2013) Pollen increases fitness and abundance of *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) on banker plants. Biol Control 64:45-50.

Wormington, J. D., C. Gillum, A. C. Meyers, G. L. Hamer and S. A. Hamer (2018) Daily activity patterns of movement and refuge use in *Triatoma gerstaeckeri* and *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae), vectors of the Chagas disease parasite. Acta tropica

185:301-306.

Xun, H., H. Li, S. Li, S. Wei, L. Zhang, F. Song, P. Jiang, H. Yang, F. Han and W. Cai (2016) Population genetic structure and post-LGM expansion of the plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) in China. Sci. Rep 6:26755.

Yamamura. K (1999) Transformation using $(x + 0.5)$ to stabilize the variance of populations. Res Popul Ecol 41:229–234.

梁瀬 徹・早山陽子・白藤浩明・山川 睦・加藤友子・堀脇浩孝・筒井俊之・寺田 裕 (2014) Light-emitting diode (LED) を利用した *Culicoides* 属ヌカカ捕集用ライトトラップの開発. 応動昆 58:127-132.

Yasunaga, T. (1997) The flower bug genus *Orius* Wolff (Heteroptera: Anthocoridae) from Japan and Taiwan, Part II. Appl Entomol Zool 32:379-386.

Zhang, Y. and J. L. Shipp (1998) Effect of temperature and vapor pressure deficit on the flight activity of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). Environ Entomol 27:736-742.